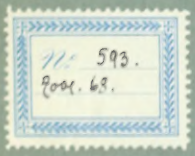
ZOOLOGY LIBRARY
UNIVERSITY OF TORONTO
3 1761 03659298 8

JOHANNES MEISENHEIMER

GESCHLECHT UND GESCHLECHTER

ERSTER BAND

BIOL
2.2.57



Hans Hoffmann.

Oktober. 1921.

GESCHLECHT UND GESCHLECHTER IM TIERREICHE

VON

DR. JOHANNES MEISENHEIMER
ORD. PROFESSOR DER ZOOLOGIE
AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

I. DIE NATÜRLICHEN BEZIEHUNGEN

MIT 737 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1921

Alle Rechte vorbehalten

Copyright 1921 by Gustav Fischer, Publisher, Jena.

Z Mor
M
645255
6. 11. 56

Vorrede

Eigene experimentell-biologische Studien über die Sexualitätsprobleme ließen das persönliche Bedürfnis entstehen, einen umfassenden Überblick über die Mannigfaltigkeit sexueller Gestaltung und Betätigung im Tierreiche zu gewinnen, gaben Veranlassung, das gesamte Stoffgebiet zu durchdringen und führten endlich zu dem Plane dieses Buches. Letzteres aus der Empfindung heraus, daß eine derartige zusammenschließende Darbietung des Stoffes sicherlich einem allgemeineren Bedürfnis entsprechen würde, und über ihren Nutzen für den Einzelnen hinaus den Vielen unserer Zeit, die Sexualprobleme zu ihrem Forschungsgebiet erwählt haben, Förderung bieten könnte. Es schien mir zugleich an der Zeit, stärker als es bisher zu geschehen pflegte, die Allgemeinheit der Probleme zu betonen und ihrer einseitigen Behandlung in Nutzanwendung auf den Menschen entgegenzustellen die ungeheure Mannigfaltigkeit sexueller Ausdrucksmöglichkeiten im Gesamtumkreise tierischer Wesen. Man erkennt dann bald, daß menschliche Sexualität wohl dem Arzte Anfang und Ende seines Interesses und seines Studiums sein kann, daß aber biologisch vertieftes Verständnis dieser Seite menschlichen Wesens nur aus der erweiterten vergleichenden Erfassung der Probleme gewonnen werden kann. Der Mensch ist hier wie überall in der Natur nur ein Spezialfall.

Die unerläßlichen Grundlagen für die Gesamtbehandlung morphologischer und biologischer Sexualprobleme mußten naturgemäß die natürlichen Beziehungen der Geschlechter zueinander sein, sie sind es allein, welche zunächst diesen ersten Hauptteil meines Werkes ausmachen. Der Aufbau des Stoffes ergab sich aus einfacher natürlicher Überlegung. In der Geschlechtsperson nach ihrer verschiedenen morphologischen Wertigkeit, in dem Gonadenträger nach seiner spezifischen Eigenart mußte zunächst der Gegenstand der Betrachtung möglichst scharf definiert werden. Und weit breitet sich dann Wesen und Natur dieser Gonadenträger vor uns aus in ihrer unmittelbarsten und unerläßlichsten Tätigkeit, in ihren Bemühungen, die Geschlechtsprodukte, Ei- und Samenzellen, zur fruchtbaren Vereinigung zu bringen. Ein Bild unendlich mannigfacher Geschehnisse entrollt sich: einfachste, den Körper der Geschlechtsperson kaum irgendwie berührende Betätigungen steigen an in ständig zunehmender Differenziertheit zu höchster physischer und psychischer Beanspruchung der Körper; die Geschehnisse erschöpfen sich bald nicht mehr in einfacher Abgabe der sexuellen Produkte des eigenen Körpers, sie führen durch Mittel aller Art in unwidersteh-

lichem Zwang die beiden Geschlechter zusammen, halten sie zusammen, ziehen von weit her gegenseitig an. Restlos erschöpft sich endlich die sexuelle Betätigung in der Sorge um die Nachkommenschaft, in Eiablage und Brutpflege. Alles wirkt formbestimmend auf Äußeres und Inneres der Geschlechtspersonen ein, löst zugleich mehr mittelbare Einflüsse aus, die das Ganze des sexuellen Äußeren abschließend gestalten. Die vergleichende Darstellung wirft alle Tiergruppen bunt durcheinander, niederes steht neben dem höchsten. Alle Tiere sind ja schließlich eines Stammes, die gleichen Möglichkeiten zur Erreichung des erstrebten Zieles stehen ihnen allen offen und gleiche Methoden werden daher angewandt, auch wenn abweichende Organisation den Mechanismus ihrer Anwendung auf ganz anderer morphologischer Basis aufbauen läßt. Das umschriebene Darstellungsgebiet zwang Tatsächliches durchaus in den Vordergrund zu stellen, Theoretisches soviel als irgend angängig zurückzudrängen. Grundthema mußte sein und bleiben, die äußere morphologische sexuelle Gestaltung zu verstehen auf Grund ihrer natürlichen physiologischen Beanspruchung im Dienste der Sexualität. Erst darauf können sich aufbauen die theoretischen Probleme, wie sie anormales Geschehen und Experiment für die Beziehungen der einzelnen Geschlechtsbezirke zueinander vor uns erstehen lassen, wie sie in sich bergen die Fragen nach der Bestimmung des Geschlechts, nach dem Wesen der Geschlechtlichkeit überhaupt. In einem zweiten Hauptteile sollen diese Probleme ihre möglichst erschöpfende Analyse finden.

Während Vorarbeiten für die letzteren Problemgruppen in umfangreichen Zusammenfassungen schon vorliegen, gilt das nicht grade für den Inhalt dieses ersten Hauptteiles. Der ganze Umfang dessen, was ich hier bringe, ist wohl nirgends bisher in dieser Form und in dieser Weite gebracht worden, meist sind es nur Teilgebiete gewesen, die als Hauptthema in Angriff genommen wurden[1]. Es galt daher eine ungeheure Fülle von spezieller Literatur zu sichten und auf ihren brauchbaren, verwertbaren Inhalt kritisch zu prüfen[2]. Es war ja selbstverständlich, daß bei einem solchen Unternehmen, wie dem meinigen, alle bisher auf dem einschlägigen Gebiet geleistete Arbeit zur Mitarbeit herangezogen werden mußte, so gewissenhaft wie möglich habe ich in den Literaturanmerkungen alle Mitarbeiter dieser Art genannt. Aber genannt sind dann auch nur die Werke, deren Inhalt wirklich Positives meinem Thema zusteuern konnte, unwesentliche oder ältere, durch neuere Untersuchungen überholte Literatur ist darin übergangen worden, wenn auch keineswegs von mir beim Studium unbeachtet geblieben. Bei einem anderen Verfahren als dem einer solchen Beschränkung wären die Verzeichnisse ins Ungemessene gewachsen. Bemüht habe ich mich jedoch, alle Angaben in den Literaturanmerkungen so zu gestalten, daß mit Hilfe derselben jedermann ohne Schwierigkeiten auf Grund der dort sich findenden Zitate den Gesamtumfang der Literatur des betreffenden Teilgebietes sich wird zugänglich machen können. Im Texte selbst wird man keine Autoren verzeichnet und genannt finden, man wird im allgemeinen auch keine längeren Diskussionen antreffen, sondern präzise Darlegungen der jeweiligen Verhältnisse. Ich habe mich bemüht, überall, selbst in den umstrittensten Fragen,

mir ein eigenes Urteil zu bilden und auf Grund kritischer Prüfung des Tatsachenmaterials einen festen Standpunkt zu vertreten, den Standpunkt, der mir nach dem tatsächlichen Wissen des Augenblicks der richtige zu sein scheint. Ich stelle den Leser also überall vor möglichst abgeschlossene Ergebnisse. Wird ihm das nicht genügen, so bieten ihm die überall beigefügten Literaturverweise die leichte Möglichkeit, sich selbst in den Widerstreit der Meinungen zu vertiefen. Was ich durch mein Verfahren, das gewißlich die Aufgaben des gewissenhaften Autors nicht grade erleichtert, erreichen wollte, das war neben einer dadurch ermöglichten schärferen Erfassung der Einzelprobleme vor allem auch eine leichtere Lesbarkeit der Darstellung, die, wie ich mir wohl bewußt bin, schon dadurch nicht geringe Anforderungen an den Leser stellt, daß sie die wissenschaftlichen Grundelemente tierischer Morphologie und Systematik voraussetzt. Vielleicht mag durch diese leichtere Lesbarkeit erreicht sein, daß nicht nur dem Fachgenossen, sondern auch jedem, dem einmal die Gebiete tierischer Morphologie und Biologie irgendwie Gegenstand des Studiums waren, mein Buch Anregung seines Interesses und Förderung seines Wissens geben kann. Vertieftes Verständnis für die ja grade in unserer Zeit so stark wie niemals sonst erörterten Sexualprobleme wünschte ich mir als Wirkung meines Buches, Verständnis, das dann gewonnen wäre auf Grund wahrhafter Wissenschaft.

Und wenn dies vielleicht erreicht werden mag und die Möglichkeit der erstrebten Auswirkung äußere Gestalt annehmen konnte, so gebührt Verdienst und Dank dafür dem Verleger dieses Werkes, Herrn Dr. Gustav Fischer, der es als Buch erstehen ließ und ihm dazu in unbeirrter Tatkraft deutschen Willens allen Nöten der Zeit zum Trotz die Würde der Form und Güte der Ausstattung wiedergab, wie sie vom gelehrten deutschen Buche als vorbildlich für die Welt einst gegolten haben.

Leipzig, im August 1921

Johannes Meisenheimer

Digitized by the Internet Archive
in 2010 with funding from
University of Toronto

http://www.archive.org/details/geschlechtundges01meis

Inhaltsübersicht

Seite

1. Kapitel

Gameten und Gametocyten (Die einzelligen Organismen) 1

Ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung. Stufen primitiver Geschlechtlichkeit. Die beiden Generationen der Gametocyten und Gameten. Ihre fortschreitende sexuelle Divergenz. Konjugation der Infusorien, zwittriger Charakter dieser Protozoen. Sekundäre Getrenntgeschlechtlichkeit der Vorticellen.

2. Kapitel

Der Gametocytenträger 14

Hologamie und Merogamie bei mehrzelligen Algen. Erste Herausbildung des Gametocytenträgers bei Volvox. Gametocytendifferenzierung der höheren Algenpflanzen. Zwergmännchen von Oedogonium. Die Geschlechtsverhältnisse der Pilze. Sexualität des Gametocytenträgers. Die Moose und Farne. Der Tierkörper als Gametocytenträger.

3. Kapitel

Der Gametocytenträger 2. Ordnung 28

Herausbildung eines Gametocytenträgers 2. Ordn. bei den höheren Pflanzen. Monoecie und Dioecie. Entsprechende Differenzierungen bei Tieren, bei Hydrozoen, Korallen, Pterobranchiern, ectoprocten Bryozoen und Synascidien. Allgemeine Konstitution eines tierischen Gametocytenträgers 2. Ordn., seine monoecischen und dioecischen Zustände, sein Verhältnis zur Produktion der Geschlechtszellen, sein sexueller Dimorphismus bei Hydroiden. Analoges bei Pflanzen.

4. Kapitel

Zwittertum und Getrenntgeschlechtlichkeit 42

Noch unbestimmte Geschlechterverteilung bei Schwämmen und Coelenteraten. Fixierter Gonochorismus. Sein Schwanken nach zwittriger Bestimmung hin. Rudimentärer Hermaphroditismus bei Gliedertieren und Amphibien. Das Biddersche Organ der Kröten. Fixierter Wechsel von Gonochorismus und Hermaphroditismus in der Heterogonie parasitischer Nematoden. Fixierter Hermaphroditismus. Sein Schwanken nach getrenntgeschlechtlicher Bestimmung hin. Sekundäre Umwandlung von Zwittrigkeit in getrenntgeschlechtlichen Zustand, bei Plattwürmern (Sabussowia, Didymozoen, Bilharzia, Dioicocestus) und bei Manteltieren (Distaplia, Sycozoa). Ebensolche Umbildungen von Gonochorismus in Zwitterzustände, bei Nematoden (Rhabditis, Diplogaster) und Cirripedien. Bedeutung der Zwergmännchen von Scalpellum und Ibla. Wirksame Faktoren für die Herausbildung zwittriger und getrennt geschlechtlicher Zustände.

5. Kapitel

Über die Eigenart zwittriger Organismen 73

Gonaden und deren Leitungswege bei Zwittertieren. Proterandrie und Proterogynie. Wirkung der Proterogonie auf äußere Formzustände (Myzostoma, Crepidula, Termitoxenia, Liriopsiden). Begattungstypen von Zwittertieren: einseitige und wechselseitige Begattung, Selbstbegattung. Selbstbefruchtung ohne vorhergehende Begattung.

6. Kapitel

Die primitiven Begattungsformen 106

Freie Entleerung der Geschlechtsprodukte — durch gewaltsame Ruptur der Körperwand oder unter Benutzung besonderer Leitungswege. Vorrichtungen zur Erleichterung

Seite

des Streuvorganges. Erste Wirkungen der Geschlechter aufeinander während der Abgabe der Geschlechtsprodukte. Differentes Verhalten der Geschlechtszellen — Eindringen der Spermatozoen in den weiblichen Körper. Erste körperliche Berührung der Geschlechter während des Geschlechtsaktes. Herausbildung komplizierterer Berührungsformen bei Knochenfischen und anuren Amphibien. Direkte Applikation der Spermamassen an den weiblichen Körper. Entsprechende Vorgänge auf dem Lande, ihre durch den Wechsel des Mediums bedingten Modifikationen. Paarungsakt der Regenwürmer. Applikation unter Verwendung von Spermatophoren — im Wasser bei Wassersalamandern, auf dem Lande bei den Erdmolchen und den Pseudoskorpionen.

7. Kapitel

Die unechten Begattungsorgane (Gonopodien) und ihre Betätigung 129

Applikation des Spermas in die weibliche Genitalöffnung unter Zuhilfenahme normaler Extremitäten bei Gliedertieren. Umbildung männlicher Extremitäten zu spermaübertragenden Greiforganen, bei Milben, Copepoden, Tausendfüßlern. Der gonopodiale Kiefertaster der Spinnenmännchen und seine Verwendung. Der spermaübertragende Apparat der Libellen. Hectocotylusbildungen der Tintenfische und ihre Betätigung. Umwandlung von Abdominalextremitäten zu kontinuierlichen Sperma-Leitungsbahnen bei höheren Krebstieren (Decapoden und Isopoden). Das Analflossen-Gonopodium der Cyprinodontiden. Zusammenfassende Definition des Begriffes Gonopodium.

8. Kapitel

Die echten Begattungsorgane. I. Vorstufen, Anfänge und primitive Zustände 169

Spermaübertragung durch einfaches Aufeinanderpressen der Genitalöffnungen. Dabei wirksame Hilfsorgane — Mixipodien der Haifische, Spicula der Rundwürmer. Die Paarungsvorgänge bei Grillen und Laubheuschrecken, Bedeutung des Titillators. Mixipodium der Perliden. Paarungsakt der Vögel. Herausbildung eines ausrollbaren Begattungsgliedes bei Würmern. Die entsprechend gebauten Kopulationsorgane der pulmonaten Landschnecken und ihre Verwendung — bei Arion, Helix pomatia, Limax maximus. Einfachste zapfenartige Begattungsglieder bei Würmern und Gliedertieren. Deren kompliziertere Zustände bei Milben und Phalangiden. Nochmalige einfache Zustände bei niederen Insekten. Die Penisbildungen der Proso- und Opisthobranchier. Das Begattungsorgan von Clinus.

9. Kapitel

Die echten Begattungsorgane. II. Die komplizierteren Zustände 207

Herausbildung des besonderen Penistypus der Insekten bei den Käfern, seine morphologische Ausgestaltung und seine physiologischen Betätigungsformen hierselbst. Weitere Beispiele in den Organen der Schmetterlinge, der Hautflügler, der Blasenfüßler. Die äußeren Erscheinungen der Paarung bei den Insekten. — Die echten Kopulationsorgane der Wirbeltiere, zwei Typen derselben. Die Penisbildungen der Eidechsen und Schlangen, deren Fortführung bei den Vögeln. Die Penisbildungen der Krokodile und Schildkröten, deren Fortführung bei den Säugetieren. Begattungsglied des Menschen. Übersicht der äußeren Formverhältnisse des Penis der Säuger. Aufbau der Schwellkörper, Penisknochen. Morphologische und topographische Beziehungen des männlichen Begattungsgliedes zum Gesamtkörper. Präputium. Penismuskulatur. Paarungsstellungen der Säugetiere, des Menschen.

10. Kapitel

Die Korrelationen zwischen männlichen Begattungsorganen und weiblichen Empfangsorganen 261

Beziehungen zwischen Penis und Vagina bei Säugetieren. Enges Ineinanderpassen beider bei den Insekten. Damit verbundene hochgradige Spezialisierung der männlichen Begattungsorgane im engen Umkreis nahe verwandter Typen, deren Wichtigkeit für die Systematik. Bedeutung dieser Erscheinungen für die Reinerhaltung von Artmerkmalen. — Das weibliche Begattungsorgan der Säugetiere, Bedeutung des Hymen. Verschlußhaute der Vagina bei Nagetieren. Vorgang der Ejakulation. Vaginalpfropf der Nagetiere als Schutzmittel gegen Spermaverlust. Die vergleichbaren Bildungen der „Begattungszeichen" bei Krebsen, Nemathelminthen, Spinnen, Apollofaltern, bei Dytiscus, Grillen und Laubheuschrecken. Ausübung entsprechender Funktionen durch das männliche Begattungsglied während der Paarung, bei Hunden, bei der Honigbiene. Verschlußpfropfen von Uterus und Vagina bei Fledermäusen. — Aktive Paarungsbetätigung des weiblichen Organismus bei Säugetieren, bei Fliegen, bei einem Cestoden (Dioicocestus). Ausbildung eines besonderen Begattungsganges bei Hinterkiemern, Spinnen, Insekten.

Seite

Die entsprechenden Verhältnisse dieser Art bei Cestoden und Trematoden (Laurerscher Kanal). Ausbildung eines besonderen Geburtsganges bei Beuteltieren. — Begattung unter Ausschluß der weiblichen Geschlechtswege, bei Bandwürmern, Strudelwürmern, Rädertieren. Die Spermaübertragung bei den Rüsselegeln.

11. Kapitel

Haftorgane, Greif- und Klammerapparate im Dienste geschlechtlicher Betätigung 294

Hafteinrichtungen am männlichen Kopulationsorgan wirbelloser Tiere, der Säugetiere. Greifzangen am Abdomen männlicher Insekten, die Klammerapparate der Schmetterlinge und der Dipteren. Petiolus der Milbengattung Arrhenurus. Hohe Variabilität der männlichen Abdominalanhänge der Insekten. Ihre Wirksamkeit beruhend auf der Fixierung der beiderseitigen Genitalregionen. Abweichende Fixierungsform bei den Libellen. Klammerorgane, die mehr allgemein dem Zusammenhalt der Körper beider Geschlechter dienen: Saugnäpfe bei den Trematoden (der Fall des Diplozoon), Geschlechtsborsten bei den Ringelwürmern, saugnapftragende Arme bei den Cephalopoden, Extremitäten bei den Crustaceen, Milben und Insekten. Spezifische Umbildungen an den Extremitäten der Gliedertiere, Umwandlung von Mundwerkzeugen und Fühlern zu Klammerorganen. Entsprechende Verwendung von Vorder- und Hinterbeinen bei Amphibien und Reptilien: Femoralorgane der Eidechsen, Brunstschwielen der Anuren. Neubildungen: Haftlappen tropischer Regenwürmer, Stirnfortsätze gewisser Branchipodiden, Stirnanhang der Chimären, Kopulationssaugnäpfe der Milben, Flossensaugnapf der Heteropoden, Kontakt- und Perlorgane der Knochenfische. Äußerste Leistung im Körper männlicher Bilharzien.

12. Kapitel

Die spezifisch geschlechtlichen Reizorgane mechanischer Art und die Wollustorgane 336

Auftreten von Wollustgefühlen bei fast allen Tieren, ihr völliges Fehlen bei den Mantiden. Der Detumeszenztrieb, seine primäre Gleichwertigkeit für beide Geschlechter, seine Wandlung im weiblichen Geschlecht. Mechanische Reizvorrichtungen im Bereiche der männlichen Begattungsorgane. Künstliche Reizmechanismen der Naturvölker. Sexuelle Reizorgane außerhalb des Genitalbezirkes: Sporenbildungen bei Salamandern, Schildkröten, Monotremen, Stachelbildungen bei Turbellarien und Neomenien, Liebespfeil der pulmonaten Gehäuseschnecken. Entsprechende Einrichtungen des weiblichen Körpers. Wollust- und Schmerzgefühl, Sadismus und Masochismus. — Eigentliche Wollustorgane. Ihr Nachweis am Penis der Säugetiere und des Menschen, an der Clitoris der weiblichen Säuger. Periphere Wollustorgane bei Fröschen.

13. Kapitel

Die Formen der geschlechtlichen Annäherung, die Methoden der Bewerbung und der Gewinnung der Weibchen. I. Der Kontrektationstrieb und die Mittel zu seiner Betätigung 351

Detumeszenz- und Kontrektationstrieb. Bedeutung der Brunstzeit für den letzteren. Brunsterscheinungen bei Säugetieren, ihr Einfluß auf männlichen und weiblichen Genitalapparat. Sexualzyklen weiblicher Säugetiere, Menstruation und Oestrus. Einrichtungen zur leichteren Betätigung des Kontrektationstriebes. Vervollkommnung der Bewegungsorgane, bei der epitoken Generation der Polychaeten, im männlichen Geschlecht vieler Tiere. Unverminderte Flugfähigkeit der Insektenmännchen, die wenigen Ausnahmen von der Regel. Vervollkommnung der Sinnesorgane, wiederum in der epitoken Generation der Polychaeten, dann bei männlichen Gliedertieren. Antennen männlicher Krebstiere, Fühler männlicher Insekten, Maxillartaster der Lymexyloniden als sexuelle Spürorgane. Vergrößerung der Augen bei männlichen Hymenopteren. Doppelaugen männlicher Fliegen und Ephemeriden, Anpassung ihres Baues an das Dämmerungssehen und an das Sehen bewegter Objekte, ihre spezielle Anwendung im Erspähen der Weibchen. — Abirrungen des Kontrektationstriebes, in homosexuellen Akten, in der sexuellen Vereinigung artfremder Geschlechter. Paarung zwischen Blutsverwandten, deren Verhütung durch Eheverbote in menschlichen Gemeinwesen, durch Proterandrie in der Natur bei Schmetterlingen und Hymenopteren. Wirkungen der Inzucht, deren grundsätzliche Unschädlichkeit.

14. Kapitel

Die Formen der geschlechtlichen Annäherung, die Methoden der Bewerbung und der Gewinnung der Weibchen. II. Die Vermittelung sexueller Annäherung und Empfindung durch den Tastsinn 376

Seite

Gegenwirkung verstärkter Sinnesreize auf Hemmungen im Kontrektationstrieb. Anteil von Berührungsreizen am Zusammenfinden der Geschlechter bei Krebstieren und Spinnen. Einfluß solcher Reize auf den geschlechtlichen Erregungszustand: bei Landschnecken, bei Macropodus, bei Vögeln, Säugetieren, beim Menschen. Besondere Organe zum Hervorrufen von Berührungsreizen.

15. Kapitel

Die Formen der geschlechtlichen Annäherung, die Methoden der Bewerbung und der Gewinnung der Weibchen. III. Die Produktion und Verwendung von Schmeck- und Riechstoffen im Dienste der geschlechtlichen Annäherung 383

Sexuelle Wirkung von Geschmacksreizen, bei Nacktschnecken, bei Grillen und Laubheuschrecken. Geruchsreize als Vermittler der Geschlechtererkennung in wechselseitiger Wirkung. Moschusdrüsen der Krokodile. Zweifelhafte sexuelle Bedeutung von Riechstoffen der Bürzeldrüse einiger Vögel. Weite Verbreitung von Drüsenorganen als Erzeuger sexuell wirksamer Riechstoffe bei Säugetieren beiderlei Geschlechts: Präputialdrüsen der Nagetiere, perineale Zibetdrüsen der Viverriden, Analdrüsen der Raubtiere, Violdrüse der Füchse, Rumpfdrüsen bei Dicotyles, bei Spitzmäusen, das Achselhöhlenorgan des Menschen und der Menschenaffen, Brunstdrüsen der Huftiere im Bereiche der Kopf- und Gesichtsregion. Geruchsreize dienend der Anlockung der Männchen, einseitig wirkend von Weibchen auf Männchen, auftretend in besonders ausgeprägtem Maße bei Schmetterlingen. Deren abdominale Drüsenorgane weiblichen Besitzes in ihrer Morphologie und sexuellen Wirkungsform. Geruchsreize von rein geschlechtserregender Wirkung, einseitig wirkend von Männchen auf Weibchen. Entsprechende Drüsenorgane männlicher Wassersalamander, die Moschusdrüsen der Moschustiere, die Rumpf- und Gesichtsdrüsen männlicher Fledermäuse. Duftdrüsen männlicher Blattiden und Phryganiden. Duftapparate männlicher Schmetterlinge, ihre Morphologie und Physiologie, die biologische Verwendung ihrer Riechstoffe. Spezifische Gerüche des weiblichen Körpers.

16. Kapitel

Die Formen der geschlechtlichen Annäherung, die Methoden der Bewerbung und der Gewinnung der Weibchen. IV. Die sexuellen Locktöne 414

Verbreitung sexueller Lautorgane. Ihr vereinzeltes Auftreten bei Spinnen, Tausendfüßlern, Wasserwanzen und Schmetterlingen. Stridulationsorgane der Käfer. Stridulationsapparat der Heuschrecken und Grillen, ihre Morphologie und Verteilung auf die Geschlechter, ihre sexuelle Betätigung. Stimmorgane der Cikaden. Die Singtöne der schwirrenden Flügel als Geschlechtserkennungsmerkmale bei Culiciden und Chironomiden. — Sexuelle Lautorgane einzelner Fische. Stimmapparate der Frösche und Kröten, ihre Betätigung. Syrinx der Vögel. Pauken und Labyrinthe der Trachea männlicher Entenvögel. Schlingenbildungen der Trachea bei den Männchen der Paradiesvögel, der Hokkos, von Anseranas, bei den Weibchen von Rhynchaea. Kehlsäcke der männlichen Trappen. Anteil der luftgefüllten Speiseröhre an der Hervorbringung von Balzrufen bei den Männchen von Eupodotis australis, von Botaurus. Biologische Bedeutung der Paarungsrufe der Vögel. Die Stimmen der Säugetiere.

17. Kapitel

Die Formen der geschlechtlichen Annäherung, die Methoden der Bewerbung und der Gewinnung der Weibchen. V. Die ornamentalen Sexualcharaktere 436

Äußerer Dimorphismus der Geschlechter als Selbstzweck. Die verschiedenen Abhängigkeitsgrade äußerer Geschlechtsmerkmale von der geschlechtlichen Betätigung der Gonaden: ihre Erscheinungsform unmittelbar abhängig von Eigenschaften der Geschlechtsdrüsen (Färbungsdimorphismus niederer wirbelloser Geschöpfe); abhängig vom Eintritt der Paarungszeit (Hochzeitsfarben der Knochenfische, der Frösche und Eidechsen, Hochzeitskleid der Wassersalamander, der Vogelmännchen und beider Vogelgeschlechter zugleich); unabhängig von jeglicher unmittelbaren Geschlechtsbetätigung (sexueller Färbungsdimorphismus bei Medusen und Echinodermen, bei Krebstieren und Spinnentieren, bei Libellen und Schmetterlingen, bei Vögeln und Säugetieren; Dimorphismus der äußeren Form, in Auswüchsen des Körpers bei Insekten und Spinnen, bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren, in einer Verlängerung ganzer Körperteile bei Krebstieren und Knochenfischen, in verstärkten Integumentalbildungen bei Springspinnen, Vögeln und Säugetieren). — Schaustellung dieser Merkmale durch das Gebahren der Männchen, bei Krabben, bei Lycosiden und Attiden. Hochzeitstänze der Ephemeriden, Perliden, Trichopteren und Dipteren, Verhalten von Hilara sartor und Empis. Liebes-

Seite

spiele der Makropoden. Balzkünste der Vogelmännchen. Wirksamkeit der Schaumerkmale als Geschlechtserkennungs- und als Erregungsmerkmale. Rivalität der Sinne beim Erkennen der Geschlechter. Leistungsfähigkeit der Gesichtssinne. Möglichkeiten des Farbensehens. Betätigung des Gesichtssinnes zum Zusammenfinden der Geschlechter bei Dunkelheit ermöglicht durch Anwendung von Leuchtstoffen bei marinen Ringelwürmern, durch Verwendung von Leuchtorganen bei Leuchtkäfern. Sexuelle Bedeutung der Leuchtorgane einzelner Tiefseefische. — Sexualorgane als sexuelle Schaumerkmale. Scrotum der Säugetiere in seiner Morphologie und seiner Entwicklungsgeschichte (Descensus testiculorum). Primäre Ursachen des Descensus. Biologische Bedeutung des Scrotums als eines sexuellen Schaumerkmales. Ethnographische Parallelen zur sexuellen Schaustellung der männlichen äußeren Genitalsphäre. Entsprechendes Verhalten der weiblichen äußeren Genitalregion bei Säugetieren und beim Menschen.

18. Kapitel

Die sexuellen Waffen 484

Kämpfe der Männchen um die Weibchen. Spezifische Ausgestaltung sexueller Waffen bei Krebstieren und Insekten, im Gebiß der Säugetiere. Sporenbildungen der Hühnervögel, Flügelsporen. Sexuelle Waffen der Wiederkäuer. Ihre ursprünglichste Form als hauerartig vortretende Eckzähne, deren Ablösung durch die Gehörnbildungen. Hörner der Giraffen, des Okapi, des Sivatherium. Geweihbildungen der Hirsche, ihre Genese, äußere Gestaltung und ihre Entartung. Die Hörner der Cavicornier, ihre Genese, ihr morphologischer Aufbau und ihre Verwendung.

19. Kapitel

Die Hilfsorgane der Eiablage 501

Bildung von Schutzhüllen für das Ei. Betätigung des Clitellums der Oligochaeten und der Hirudineen in diesem Sinne. — Mütterliche Fürsorge während der Eiablage. Die Mithilfe des Abdomens weiblicher Feldheuschrecken und Schmetterlinge. Umgestaltung des weiblichen Abdomens der Dipteren zu einer Legeröhre. Legeapparat der Dytisciden. Gonapophysen bei niederen Insekten. Legesäbel der Laubheuschrecken und Grillen. Legeapparat der Libellen, seine Um- und Rückbildungen. Legeapparat der Hymenopteren, der Blattwespen, der Schlupfwespen und der Gallwespen, ihre spezifische Betätigung im einzelnen. Legebohrer der Tachinen. — Ovipositor des Bitterlings, Legeröhre der Phalangiden. — Stachelapparat der akuleaten Hymenopteren, seine Morphologie und seine Bedeutung als Waffe, seine Rückbildung bei Ameisen und Meliponen.

20. Kapitel

Die Verwendung des elterlichen Körpers im Dienste der Brutpflege. I. Die Gewährung von Schutz und günstigen Außenbedingungen 522

Beziehungen zwischen Gametocytenträger und Nachkommenschaft. — I. Stufe: Beanspruchung des Elternkörpers durch den Nestbau, bei Fischen und Vögeln. Verwendung von Wachssekreten bei Insekten. — II. Stufe: Erste Form dauernder Berührung zwischen Elternkörper und Brut, zum Schutz der Brut, zur Versorgung mit Atemwasser, zum Bebrüten unter Entwicklung höherer Temperatur, Brutflecke des Vogelkörpers. — III. Stufe: Anschluß der Brut an Hüllen- und Schalenbildungen des Muttertieres, Anschluß an den Körper des Muttertieres selbst. Befestigung der Brut am Elternkörper durch Sekrete. — IV. Stufe: Der Elternkörper als passives Substrat der Brut, bei Echinodermen und Ringelwürmern, bei Zecken und Insekten, bei Fröschen. V. Stufe: Aktive Betätigung des Elternkörpers am Tragen der Brut. Mittätige Beihilfe der Extremitäten bei Spinnen und Pantopoden, bei echten Krebstieren. — VI. Stufe: Herausdifferenzierung besonderer Organe zum Tragen der Brut. Oberflächliche Brutkammern der Echinodermen. Tragstiel des Kurtus gulliveri. Haut-Bruttaschen der Frösche. Brutwaben der Pipa americana. Brutwaben und Bruttaschen der männlichen Lophobranchier. Tragstiele der Weibchen von Aspredo und von Solenostoma. Brutlamellen und Brutkammern der Amphipoden und Isopoden, der Nebalien, Cumaceen und Schizopoden. Die Bruteinrichtungen der parasitischen Isopoden, Umgestaltung des Körpers ihrer bruttragenden Weibchen. — VII. Stufe: Bruträume in Form von Einsenkungen der äußeren Körperoberfläche, bei irregulären Seeigeln, Aktinien, Brachiopoden und Holothurien. Brutschläuche der Isopodenfamilie der Sphaeromiden. Marsupium der Monotremen und Beuteltiere. Bruträume der Cladoceren und Ostracoden, einiger Copepoden (der Ascidiocoliden). — VIII. Stufe: Verwendung von Innenräumen des elterlichen Körpers zur Brutpflege. Beanspruchung des Gastrovaskularraumes für

Seite

die Brut bei Korallentieren und der Rippenqualle Tjalfiella, ebensolche Verwendung von Magenblindsäcken bei Seesternen, von Peribranchial- und Kloakenräumen bei Ascidien. Maulbrutpflege bei Knochenfischen. Brutsack des männlichen Nasenfrosches, Rhinoderma darwini. Kiemenbrutpflege der Najaden und Sphaeriiden. Die bursalen Bruträume der Schlangensterne. Operkularbrutraum von Spirorbis-Arten. — IX. Stufe: Teile des Genitalsystems als Brutorgane. — Ausprägung von Bruteinrichtungen an Gametocytenträgern zweiter Ordnung, erläutert an den Beispielen von Hydropolypen (Myriothela) und ektoprokten Bryozoen (Bugula).

21. Kapitel

Die Verwendung des elterlichen Körpers im Dienste der Brutpflege. II. Die Darbietung des Lebensunterhaltes 581

Schutzbedürfnis und Nahrungsbedürfnis der Brut. Ernährende Tätigkeit der Eltern durch Zufuhr der Nährstoffe von außen her: das Eintragen von Pollen bei Bienen, die Verpflanzung von Nährpilzen bei Borkenkäfern (Platypodiden), die Kropfnahrung der Tauben, die Milchproduktion der Säugetiere (erste Anfänge von Milchdrüsenorganen bei Monotremen, ihre weitere Differenzierung zu Zitzen bei Beuteltieren und höheren Säugern, Zahl und Anordnung der Zitzen, Hypermastie, die sezernierenden Drüsen, Chemie des Milchsekretes, seine Aufnahme durch die Jungen). Zufuhr von Nährstoffen in Verbindung mit Brutpflegeeinrichtungen niederer Stufe. IX. Stufe: Verweilen der Brut im Bereiche der Geschlechtsorgane: 1. Unterstufe: Aufnahmebehälter an der Ausgangspforte des Genitalapparates, bei Schaben, Branchipodiden, Tunikaten, bei Prosobranchiern des süßen Wassers. 2. Unterstufe: Die Vagina als Brutbehälter, bei exotischen Schaben, bei Fliegen (Musca vomitoria, Tachiniden, Glossina palpalis, Pupiparen, Sarcophaga). 3. Unterstufe: Der Eileiter als Brutbehälter (Uterus), bei Trichinen, bei einer Holothurie (Chiridota), bei Rädertieren (Asplanchna), bei Prosobranchiern (Paludina), einigen Lungenschnecken, bei Skorpionen, Solifugen, bei Milben, bei Onychophoren, bei Wirbeltieren. Umbildung des Eileiters zum Uterus bei Haien, bei einzelnen Amphibien, bei Eidechsen und Schlangen (Oviparität, Ovoviviparität, Viviparität), bei den Säugetieren (Uterusformen). Beeinflussung des Körpers der Säugetiere durch die Gegenwart der Jungen. 4. Unterstufe: Das Ovarium als Brutbehälter, bei Nemertinen, primitiven Schnecken (Chiton), bei Aphiden, bei Hemimerus, bei einzelnen Käfern und Eintagsfliegen, bei Knochenfischen (Zoarces, Cyprinodontiden und anderen). — Ernährungsbedingungen der Brut im Innern der mütterlichen Geschlechtswege. Abortiveier als Nährmaterial bei Salamandern, beim Grottenolm, bei einem Haifisch (Lamna). Embryotrophe als Nährflüssigkeit im Uterus von Haien und Säugetieren, im Ovarium von Zoarces und Cyprinodontiden. Produktion flüssiger Nährstoffe in den Eileitern der Onychophoren, unter Vermittelung besonderer Anhangsdrüsen in der Vagina der Tsetsefliege (Glossina) und der Pupiparen. Entwicklung innerer morphologischer Beziehungen zwischen Eltern- und Embryonalkörper. Ausbildung von Placenten. Dottersackplacenta bei Haifischen und bei Gongylus ocellatus. Allantochorionplacenta von Seps chalcides. Entwicklung der Placenta bei Säugetieren (omphaloide und allantoide Placenta der Beuteltiere, Allantochorionplacenta der höheren Säugetiere). Placentabildung des Hemimerus, der viviparen Onychophoren, der Manteltiere, insbesondere der Salpen, der phylaktolämen ektoprokten Bryozoen. X. Stufe: Aufgehen des gesamten Mutterkörpers in der Pflege und Ernährung der Brut. Aufnahme der Brut in die Leibeshöhle der Mutter bei Ascidien und Bryozoen, bei Holothurien, bei Rädertieren, Turbellarien, Schnur- und Ringelwürmern. Damit verbundene Vernichtung des Elternkörpers bei Gnathia maxillaris, bei Halopsyche gaudichaudi, bei Strepsipteren und bei Heterodera. Direkte Aufzehrung des Elternkörpers durch die junge Brut bei Nematoden (Rhabdonema, Rhabditis, Diplogaster) und bei pädogenetischen Fliegenlarven. Der Sonderfall der Schildläuse.

22. Kapitel

Stufen sexueller Organisationshöhe 645

Selbsterhaltung und Sexualität. Übermächtiges Hervortreten sexueller Organisation am weiblichen Körper, veranlaßt durch verstärkte Nahrungsaufnahme oder durch Parasitismus (bei Nematoden, Milben, Copepoden, Pupiparen), hervorgerufen durch Massenproduktion von Eizellen (bei Krätzmilben, Sarcopsylla, Vermipsylla, bei Termitenköniginnen). Auf der gleichen Überproduktion beruhende Umgestaltung des weiblichen Körpers bei Nematoden, bei Atractonema und Sphaerularia. Flügellosigkeit weiblicher Schmetterlinge, Käfer und Fliegen. — Positive Beeinflussung des männlichen Körpers durch angehäufte Nährstoffe bei Fischen und Walen. Umgestaltung des männlichen Körpers zu einem reinen Geschlechtsträger durch Rückbildung nicht sexueller Körper-

Seite

teile. Reduktion der Körpergröße (bei männlichen Spinnen, Taschenkrebsen, Mollusken); Verkümmerung der Mundwerkzeuge (bei Milben- und Copepodenmännchen); Krüppelhaftigkeit männlicher Feigeninsekten; reduzierte Zwergmännchen parasitischer Isopoden und Copepoden, der Cirripedien, der Rädertiere, des Dinophilus, der Bonellia. Mit körperlicher Rückbildung verbundene zahlenmäßige Elimination der Männchen. Die Männchenelimination bei freilebenden Nematoden, bei Cypris, Myrmecophila, Phasmiden, Thysanopteren, Copeognathen, Gallwespen und Blattwespen, bei Phyllopoden und bei Psychiden. Isolierte Vorkommnisse von Totalausfall der Männchen bei einzelnen Arten von Tausendfüßlern, Käfern und Fliegen. Ursächliche Faktoren der Männchenelimination. Ihr Ausgleich durch Übergang zu Zwittertum oder parthenogenetischer Fortpflanzungsweise. Ausfall beider Geschlechter bei den Süßwasseroligochaeten, ausschließliche ungeschlechtliche Vermehrung derselben. — Reduzierende Einwirkung der Sexualität auf das Soma beider Geschlechter. Schwund der Organe der Nahrungsaufnahme bei den Geschlechtstieren der Eintagsfliegen, vieler Blattläuse, mancher Mikrolepidopteren, Rückbildung des Darmtraktus bei den sexuell vollreifen Neunaugen, Aalen und Comephoriden. Hakenbildung der Lachse. Körperverstümmelungen in Verbindung mit sexueller Vollreife: Abwerfen der Flügel von seiten der Geschlechtstiere der Termiten und Ameisen, der antennalen Schwimmborsten durch einen weiblichen Ostracoden (Philomedes); Abwerfen der mittleren Schwanzborste bei Eintagsfliegen.

Polymorphismus der Geschlechtsformen. Entstehung dimorpher Weibchentypen unter der Wirkung heterogoner Fortpflanzungszyklen, bei Gallwespen, Blattläusen, Cladoceren, Rotatorien. Als Beispiel die Geschlechtsformen der Reblaus. Entstehung dimorpher Weibchentypen unter dem Einfluß sozialer Staatenbildung bei den Hymenopteren. Gestaltende Einwirkung der Lebensweise auf die Herausbildung dimorpher Weibchen, bei dem Kleinschmetterling Acentropus niveus. Die Entstehung polymorpher Weibchen auf der Grundlage mimetischer Anpassungen, das Beispiel des Papilio dardanus. Zusammenhang dieses Polymorphismus mit den Vererbungsgesetzen, das Beispiel des Papilio memnon. Sonstige Formen eines ausgeprägten weiblichen Polymorphismus, bei Pieriden, Aeschna-Arten, Schwimmkäfern. — Männlicher Polymorphismus als Ausdruck einer Wandlungsbereitschaft des Typus. Seine äußeren Erscheinungsformen im Sinne hoher und niederer Entwicklungsstufen als aufsteigende Entwicklung bei Milben, Krebstieren und Insekten, als absteigende Entwicklung in der Flügelreduktion gewisser Insektenmännchen.

Sexuelle Frühreife. Als Ausnahmefall beim Menschen, bei einzelnen wirbellosen Tieren. Als vollwertige, auf Jugendstadien fixierte Sexualität bei den Männchen des Portunion und mancher Cirripedien, bei den Weibchen vieler Milben, bei den pädogenetischen Fliegenlarven (Miastor metroloas). Die Erscheinungen der Dissogonie bei Ctenophoren und Anneliden. Progenese und Neotenie. Neotenische Larven der Frösche und Kröten. Die vollwertigen neotenischen Geschlechtsformen der Tritonen, des Amblystoma mexicanum. Ableitung der Fischlurchen. Weitere Fälle von Neotenie. Die neotenischen Geschlechtstiere der Termiten.

23. Kapitel

Übertragung spezifischer Geschlechtsmerkmale von Geschlecht zu Geschlecht 715

Korrelation zwischen Geschlechtsmerkmal und Geschlechtsdrüse. Störungen derselben durch anormale und durch normale Entwicklungsvorgänge. Übertragung eines Sexualcharakters von Geschlecht zu Geschlecht. Die notwendigen Vorbedingungen eines solchen Vorganges. Beweise für das Vorhandensein des Eigenschaftskomplexes beider Geschlechter in jedem tierischen Individuum, abgeleitet aus den Vererbungserscheinungen und aus der metagamen Geschlechtsbestimmung. Präponderanz der Geschlechter. Männliche Präponderanz sich ausprägend in höherer Variabilität, höherer Durchbildung des Körpers. Weibliche Präponderanz sich äußernd in einer Übernahme männlicher Sexualcharaktere und männlichen Benehmens bei Vögeln und bei Fischen, sich zeigend in der höheren Empfänglichkeit für mimetische und Schutzanpassungen. — Die Übertragung männlicher Sexualwaffen auf Weibchen, bei Hühnervögeln in den Sporen, bei Huftieren in den Gehörn- und Geweihbildungen, bei Schweinen in den Hauerzähnen. Übertragung hochentwickelter männlicher Sinnesorgane auf Weibchen bei Insekten. Übertragung mimetischer Anpassungsformen vom Weibchen auf das Männchen bei Schmetterlingen. Übertragung ornamentaler Sexualcharaktere vom Männchen auf das Weibchen bei Vögeln, Säugetieren, Eidechsen, Schmetterlingen; von Duftorganen bei Säugetieren, Tritonen, Schmetterlingen; von Lautorganen bei Grillen und Heuschrecken, bei Vögeln. Übernahme des weiblichen Geschlechtshabitus durch die Männchen des Boreus hiemalis, gewisser Bostrychiden, gewisser Ameisen. Widersinnige Herausbildung männlicher Klammerapparate am weiblichen Körper von Salamandern und Ei-

Seite

dechsen. Übertragung des Mammarapparates der weiblichen Säugetiere auf die Männchen, Gynaekomastie. Clitorisbildungen weiblicher Sauropsiden und Säugetiere, ihre Homologien mit dem männlichen Begattungsglied dieser Wirbeltiere, ihre Deutung als übertragene Organe. Weitere Übertragungen im Bereiche der Genitalsphäre der Wirbeltiere, von Scrotalbildungen auf weibliche Tiere, von Uterusbildungen auf männliche Tiere (Uterus masculinus, Vagina masculina). Die Haltlosigkeit der herrschenden Auffassung von einer ursprünglichen Zwitternatur der Wirbeltiere. Vergleichbare Vorgänge bei prosobranchiaten Schnecken und bei Flußkrebsen.

24. Kapitel

Herkunft und Ausbildung peripherer Geschlechtsmerkmale 762

Geschlechtsmerkmale und Artmerkmale. Darwins geschlechtliche Zuchtwahllehre. Ihre Anwendung auf die Entstehung sexueller Waffen, auf die Herausbildung sexueller Erregungsorgane. Abweichende Deutungsversuche dieser letzteren. Das Weibchen als auswählender Faktor bei der sexuellen Selektion, das vorliegende Beobachtungsmaterial. Bewußte und unbewußte Auslese. Grenzen des Wirkungsbereiches der sexuellen Zuchtwahl. — Wirkung der Gonaden auf den Körper des Gametocytenträgers, dessen völlige sexuelle Durchdringung. Spezifischer sexueller Dimorphismus im Aufbau innerer Organe und Gewebe. Gegensatz des Kräfteverbrauchs im männlichen und weiblichen Körper. Kräfteüberschuß der Männchen, Betätigung seiner freien Energien in der Produktion von Pigmenten bei Fischen, Reptilien, Amphibien, bei Vögeln, in der Produktion von Körperanhängen bei Käfern und Knochenfischen. Die Wallaceschen Vorstellungen von dem Wirkungsbereich überschüssiger innerer Kräfte. Umwertung konstitutionell bedingter sexueller Eigenschaften zu Geschlechtserkennungsmerkmalen, zu Erregungs- und Bewerbungsorganen. Das Beispiel der Knochenfische. Beispiele aus der Naturgeschichte des Menschen: Sexuelle Wirksamkeit der weichen runden, durch stärkeren Fettansatz bedingten Formen des weiblichen Körpers (Steatopygie), der Kleinheit des Fußes (insbesondere der Chinesinnen), der Länge des Haupthaares. Die weiblichen Brüste als sexuelle Nährorgane und als ornamentale Erregungsorgane. Die Deutung der Kopfanhänge der Männchen der Lamellicornier. Ornamentale Erregungsorgane und Bewerbungsvorgang. Schwierigkeiten der Problemlösung.

Literatur-Anmerkungen 785

Sachregister 858

1. Kapitel

Gameten und Gametocyten

(Die einzelligen Organismen)

Ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung. Stufen primitiver Geschlechtlichkeit. Die beiden Generationen der Gametocyten und Gameten. Ihre fortschreitende sexuelle Divergenz. Konjugation der Infusorien, zwittriger Charakter dieser Protozoen. Sekundäre Getrenntgeschlechtlichkeit der Vorticellen.

Untrennbar ist mit jeglichem lebenden Wesen die Fähigkeit der Fortpflanzung verbunden. Sie ist eine notwendige Erscheinung für die Erhaltung und den Fortbestand aller lebenden Substanzgebilde, wenn Urzeugung ausgeschaltet ist. Ihre erste einfachste Form stellt die Teilung dar, bei einzelligen wie mehrzelligen Wesen in mannigfachsten Äußerungen sich vollziehend[1], stets aber beruhend auf der Betätigung eines einzigen Individuums. Und dem steht gegenüber ein zweiter Fortpflanzungstypus, dessen Vollendung in dem Bereich eines einzelnen Individuums kein Genüge mehr finden kann, sondern deren zwei zu engstem Zusammenwirken, zu einer Verschmelzung erfordert. Amphigonie steht gegenüber der Monogonie, was gleichbedeutend ist mit geschlechtlichem und ungeschlechtlichem Geschehnis. Der Monogonie sind in ihrem Vorkommen sehr bedeutende einschränkende Grenzen gezogen, Amphigonie fehlt kaum irgendwo, am ehesten vielleicht noch bei einer Anzahl niederster einzelliger Flagellaten (Chrysomonadinen, Cryptomonadinen, Confervaceen, Euglenaceen).

Spüren wir den Anfängen geschlechtlicher Betätigung nach, so führt uns das in den Kreis der niedrigsten Lebewesen, der einzelligen Protozoen hinein[2]. Zwei Individuen sollen zusammenwirken, sie tun es in der Weise, daß sie mit ihren gesamten Körpern, mit Zellplasma und Kernen, verschmelzen und in diesem Verschmelzungsprodukt aus sich heraus ein neues, verjüngtes Individuum erstehen lassen. Schon das ist ein geschlechtlicher Vorgang, der in sich eine Befruchtung birgt. Da ganze Individuen mit dem Gesamtbestande ihrer Organisation in der geschlechtlichen Vereinigung aufgehen, so mag eine solche primitivste Form als Hologamie bezeichnet werden. In ihr können die beiden sich vereinigenden Individuen verschiedene Grade der verwandtschaftlichen Beziehung aufweisen. Sie können noch fast eins sein, wenn sich ein einzelliges

Wesen in zwei teilt und unmittelbar hinterher die beiden Teilprodukte wieder miteinander verschmelzen. Daß das neue Wesen wirklich ein neuer, von der Mutterzelle verschiedener Organismus wird, dafür sorgen Umbildungen, welche die Kerne vor ihrer erneuten Verschmelzung durch Reduktionsprozesse, wie sie mit jeder Befruchtung verbunden sind, im Aufbau ihrer chromatischen Substanz erleiden. Ihre Vereinigung muß dann einen andersartig konstituierten Kern ergeben, verglichen mit dem Kern der Mutterzelle. Die überragende Bedeutung, welche den Kernen als den wesentlichen Trägern der Vererbungssubstanz bei diesen Prozessen zukommt, führt dazu, daß es zuweilen nicht einmal zu einer vollendeten Zellteilung kommt. Es genügt, daß Kernteilung sich vollzieht, eine Reduktion der Kernsubstanz sich anschließt und eine Wiederverschmelzung der Kerne innerhalb des nämlichen, bei alledem seine Einheit wahrenden Zelleibes nachfolgt, um einen geschlechtlichen, mit Befruchtung verbundenen Vorgang zu verwirklichen. Das ist dann eine Autogamie. Im Enddarm von Eidechsen lebt ein parasitisches Geißeltierchen, die Trichomastix

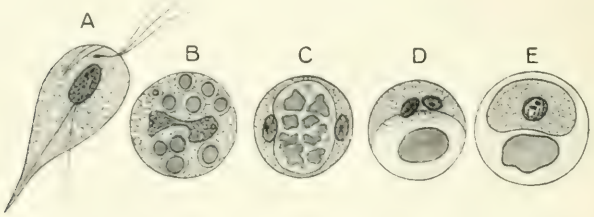


Fig. 1. Autogame Hologamie von Trichomastix lacertae. (Nach Prowazek[3].)

lacertae. Ihr langgestreckter, birnförmiger Körper trägt drei nach vorn und eine nach hinten gerichtete Geißel, birgt im vorderen Teil den ovalen Kern (Fig. 1 A). Der Eintritt in die geschlechtliche Betätigung zeigt sich darin an, daß das Tierchen unter Verlust der Geißeln sich abrundet, an der Oberfläche eine zarte gallertige Membran zur Bildung einer Cyste abscheidet und endlich in seinem alveolären Plasma stark glänzende Granulationen ausbildet, die später zu einer oder mehreren gelblich gefärbten Reservestoffkugeln zusammenfließen (Fig. 1 B). Der Geschlechtsvorgang selbst spielt sich derart ab, daß aus dem biskuitförmig sich ausziehenden Kern (Fig. 1 B) zwei Tochterkerne hervorgehen, daß diese zunächst bis zur Peripherie auseinanderrücken (Fig. 1 C), hier einen Reduktionsprozeß durchmachen, sich wieder nähern bis zur Berührung (Fig. 1 D) und endlich verschmelzen zu einem neuen einheitlichen Kern (Fig. 1 E). Der verjüngte neue Organismus, die Zygote, eingeschlossen in die Cystenmembran, schwärmt dann alsbald unter erneuter Herausbildung der verloren gegangenen Bewegungsorganellen aus oder aber er macht unter Aufzehrung des Reservestoffkörpers zunächst eine Ruheperiode durch[3].

Autogamie ist selten, häufiger findet sich schon, daß der Kernteilung die Zellteilung nachfolgt und dann erst erneute Verschmelzung eintritt. Und das nennt man Paedogamie, wie es wohl in schönster Form die Sonnentierchen oder Heliozoen zeigen. Actinophrys sol gehört zu ihnen, es weist in typischer Gestaltung einen kugeligen, von schaumigem Protoplasma erfüllten Körper auf, von dem nach allen Seiten zahlreiche Pseudopodien radienartig ausstrahlen. Wieder beginnt die geschlechtliche Tätigkeit mit einer vorbereitenden Encystierung unter Abrundung des Körpers, Einziehung aller Pseudopodien, Abscheidung einer homogenen Gallerthülle (Fig. 2 A). Es folgt die Kernteilung (Fig. 2 B) und dann auch die Zellteilung, worauf beide Tochterzellen sich innerhalb der ursprünglichen Cystenhülle mit je einer besonderen neuen Hülle umgeben (Fig. 2 C). Nun erfolgt die Reduktion der Kernsubstanz, und wenn das geschehen ist, nähern sich beide Cysten einander wieder bis zur Berührung, ihre

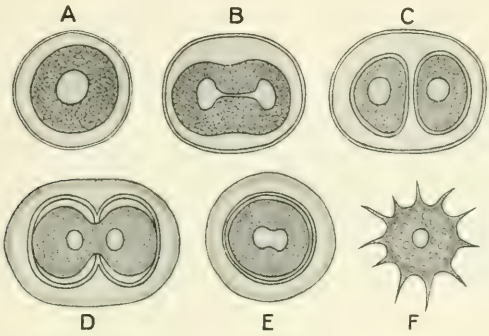


Fig. 2. Paedogame Hologamie von Actinophrys sol. (In Anlehnung an Distaso[4].)

Hüllen lösen sich an der Berührungsstelle und beider Protoplasmen fließen zu einem neuen einheitlichen Gebilde zusammen (Fig. 2 D). Dasselbe rundet sich ab, der Zellverschmelzung folgt die Kernverschmelzung auf dem Fuße nach, ein neuer Organismus mit einem neuen Kern ist entstanden (Fig. 2 E). Eingeschlossen in das komplizierte System der mehrfachen Cystenhüllen ruht die Zygote einige Tage untätig, um schließlich als neues kleines Sonnentierchen (Fig. 2 F) auszuschlüpfen[4]. Bei anderen Heliozoen, wie etwa Actinosphaerium eichhorni, verlaufen die Vorgänge dem Wesen nach durchaus in der gleichen Weise, nur dadurch erscheinen sie beträchtlich komplizierter, daß das encystierte Muttertier zunächst in eine größere Zahl von Primärcysten zerfällt, von denen jede dann für sich die soeben geschilderten paedogametischen Prozesse durchmacht.

Autogamie und Paedogamie mögen vielleicht durch besondere Einflüsse der Umwelt hervorgerufene Ausnahmezustände sein[5], auf alle Fälle bestehen

zumeist so enge verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den sich in einem Geschlechtsvorgang vereinigenden Individuen nicht, beide gehören vielmehr in der Regel ganz verschiedenen Stämmen an, gründen ihre Verwandtschaft nur auf ihre Zugehörigkeit zur gleichen Art. Xenogam mag daher diese dritte und wohl natürlichste Stufe der Hologamie heißen. Die geschlechtlichen Vorgänge selbst bleiben grundsätzlich die gleichen. Wieder mag ein Geißeltierchen uns zunächst ein Beispiel abgeben. Copromonas subtilis ist ein typisches, winzig kleines Flagellat mit Geißel, schlundartigem Cytopharynx, mit Vakuolen, Nahrungsballen und Kern (Fig. 3 A). Es vermehrt sich überaus lebhaft durch fortgesetzte Teilungen, bis dann plötzlich zwei beliebige Individuen einander sich nähern, mit ihren Vorderenden berühren und unter Einziehung der Geißeln zu verschmelzen beginnen (Fig. 3 B). Aus dieser Verbindung geht ein einheitlicher Plasmakörper hervor und wenn dann die Kerne unter Ausstoßung eines Teiles ihrer Substanz die Reduktion durchgemacht haben, wie es in Fig. 3 C

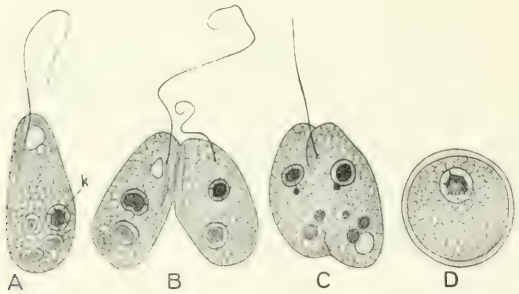


Fig. 3. Xenogame Hologamie von Copromonas. (Nach Dobell[6].) k Kern.

gerade geschehen ist, so verschmelzen auch sie miteinander und das Ergebnis ist wiederum eine abgerundete Zygote (Fig. 3 D), aus der neue Generationen der gleichen Flagellatenart hervorgehen[6].

Ganz andersartige Protozoen weisen genau die gleichen Vorgänge auf, so etwa die infolge ihrer bereits typisch pflanzlich gearteten Organisation an der Wurzel des Algenstammes stehenden Conjugaten. Einfachste Formen derselben wie etwa Cylindrocystis, stellen kurze, grüne, an beiden Enden abgerundete Stäbchen dar, die im Inneren neben einem Kern zwei Stärkeherde (Pyrenoide) enthalten (Fig. 4 A). Gelegentlich treten zwei solcher Stäbchen zusammen, treiben einander eine farblose Ausstülpung der Seitenwand entgegen (Fig. 4 B) und verschmelzen schließlich völlig unter Resorption der trennenden Membranen zu einem stumpfviereckigen flachen Körper (Fig. 4 C). Nachdem dann im Inneren auch die Vereinigung der Kerne sich vollzogen hat, rundet sich der neu entstandene Plasmakörper ab, löst sich unter Herausbildung einer eigenen neuen Membran von den alten Hüllen los (Fig. 4 D) und stellt jetzt wiederum die fertige Zygote

dar (Fig. 4 E)[7]. Derart ist der Verlauf geschlechtlicher Betätigung bei vielen Conjugaten, derart spielt er sich auch ab bei verwandten Formenkreisen, vor allem bei den Desmidiaceen.

Alle bisher geschilderten geschlechtlichen Vorgänge erforderten zu ihrem Vollzuge die Gesamtkörper zweier vegetativer Vollindividuen. Eine wirkliche Vermehrung ist daher mit typischer Hologamie zunächst natürlich nicht verbunden, sie führt im Gegenteil sogar zu einer Verminderung, da ja stets zwei Individuen in der Bildung eines einzigen neuen aufgehen. Eine Vermehrung

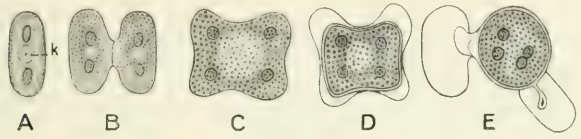


Fig. 4. Xenogame Hologamie von Cylindrocystis brébissonii. (Nach DE BARY[7].) k Kern.

wird nur insofern gefördert, als dieses neue Individuum in sich und seinen nachfolgenden Generationen eine erhöhte Teilungsenergie aufweisen kann. Dann aber führt geschlechtliche Fortpflanzung auch schon in ihrem unmittelbaren Verlaufe selbst zur Vermehrung, und das dann, wenn nicht mehr ganze vegetative Individuen zum Akte der Vereinigung oder Kopulation schreiten, sondern wenn solche zunächst in eine mehr oder weniger große Zahl kleinerer Teilstücke zerfallen und diese letzteren dann erst paarweise zusammentreten. Die Hologamie wird so zur Merogamie, und in deren Vollendung folgen jetzt stets zwei

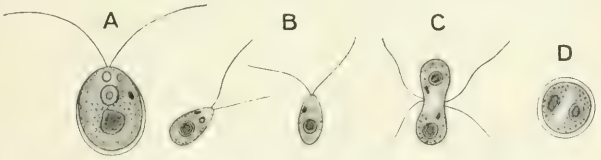


Fig. 5. Gametocyt und Gameten von Chlamydomonas reinhardi. A ausgebildeter Gametocyt, B Gameten, C deren Verschmelzung zur Zygote D. (Nach GOROSCHANKIN[8].)

Generationen aufeinander, die im Verhältnis von Mutterzellen und Tochterzellen stehen, unterschieden als Gametocyten und Gameten. Zunächst kann die morphologische Divergenz zwischen beiden noch eine unbeträchtliche sein, beruhen allein auf Größenunterschieden, kann aber sehr bald wesentlichster Art werden. Für die erstere Stufe diene als Beispiel eine in stehenden Gewässern häufige einzellige grüne Alge, die Chlamydomonas reinhardi. Die mit den vegetativen Individuen völlig übereinstimmenden Gametocyten sind fast vollkommen rund, von einer hellen Membran umzogen, am Vorderende mit zwei langen Geißeln

versehen, im Inneren mit purpurrotem Augenfleck, grellgrünem Chromatophor und rundlichem Pyrenoid ausgerüstet (Fig. 5 A). Die durch wiederholte Teilung aus ihnen hervorgehenden Gameten sind bedeutend kleiner, sie messen etwa acht bis zwölf Mikromillimeter gegenüber einer durchschnittlichen Länge von achtzehn Mikromillimetern bei den vegetativen Individuen, sie sind ellipsoid gestaltet, entbehren der umhüllenden Membran, gleichen aber in allem übrigen durchaus ihren Mutterzellen, den Gametocyten (Fig. 5 B). Erst diese Gameten sind zur Kopulation geeignet, sie legen sich mit ihren hellen Vorderenden aneinander,

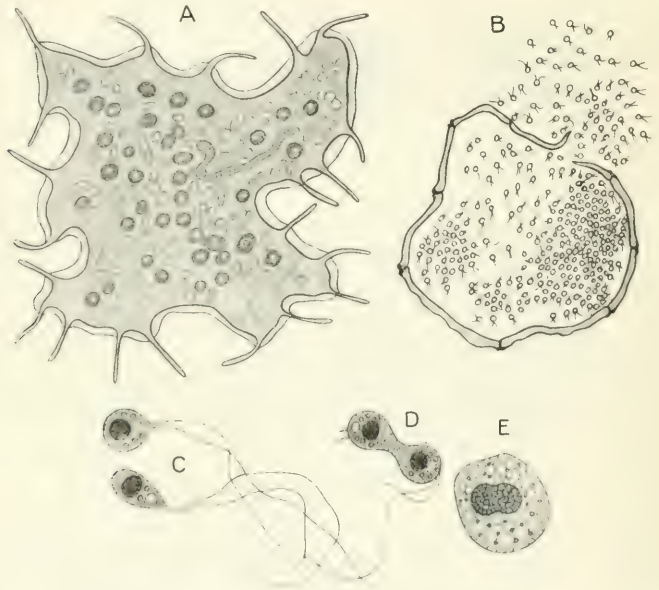


Fig. 6. Gametocyt und Gameten von Trichosphaerium sieboldi. A ausgebildeter Gametocyt, B Ausschwärmen der Gameten, C Gameten, D und E deren Verschmelzung. (Nach Schaudinn[9].)

fließen mit ihrem Körperinhalt zusammen (Fig. 5 C), verlieren die Geißeln, runden sich ab und bilden schließlich unter Abscheidung einer festen Membran eine Zygote aus (Fig. 5 D), die im Inneren neben einem aus der Verschmelzung der beiden Gametenkerne hervorgegangenen einzigen Kern zwei unverändert übernommene Pyrenoide enthält. Nach mehrmonatlicher, mit mancherlei Umbildungen verbundener Ruheperiode schlüpft die Zygote aus und gibt einer neuen Generation vegetativer Formen den Ursprung[8].

Die Differenz zwischen Gametocyten- und Gametengeneration kann sich gewaltig steigern, nirgends vielleicht mehr als bei Vertretern der amöbenartigen

Rhizopoden. Ich greife einen ganz krassen Fall heraus, das marine Trichophaerium sieboldi. Die vegetative Generation weist einen unregelmäßig gelappten, allseitig von einer weichen Gallerthülle umschlossenen Amöbenkörper mit dünnen, fast fadenförmigen Pseudopodien auf (Fig. 6 A). So ist auch der Gametocyt gestaltet, der seinen besonderen Charakter zunächst nur durch lebhafte Kernvermehrung bezeugt, dann aber mit seinem gesamten Plasmakörper in eine große Zahl rundlicher bis ovaler winziger Gebilde zerfällt, in die Gameten (Fig. 6 B). Letztere tragen am Hinterende ihres von stark lichtbrechenden Körnchen erfüllten Körpers zwei lange Geißeln (Fig. 6 C), schwärmen aus der zurückbleibenden Gallerthülle des Mutter-Gametocyten aus und erfüllen nun die typischen geschlechtlichen Funktionen. Mit ihren Vorderenden verkleben zwei derselben, beginnen unter Abbrechen der Geißeln miteinander zu verschmelzen (Fig. 6 D) und bilden schließlich wiederum unter Vereinigung ihrer Kerne eine Zygote (Fig. 6 E) als Ausgangspunkt für den Aufbau einer neuen vegetativen Generation[9].

Der Geschlechtsvorgang selbst spielt sich stets einzig und allein im Bereiche der Gametengeneration ab und diese ist nun auch der Ausgangspunkt weiterer fortschrittlicher Umbildungen. Bisher waren die beiden Komponenten der sich vollziehenden geschlechtlichen Vereinigung stets völlig gleich gestaltet, sie waren auch physiologisch völlig gleichartig, leisteten gleiches im gegenseitigen Aufsuchen, im Verschmelzungsakte, im Aufbau der Zygote. Jetzt aber bereitet sich in der Erfüllung dieser Funktionen eine Arbeitsteilung vor, einem Teil der Gameten fällt vorzugsweise die aktivere Rolle des Suchens des Partners zu, einem anderen die Schwerfälligkeit nach sich ziehende Aufgabe, Reservestoffe für den späteren neuen Keim in sich aufzuspeichern. Die damit verbundenen morphologischen Umformungen lassen die bisher gleich gestalteten Gameten, die Isogameten zu ungleich gestalteten, zu Anisogameten werden. Offenbar wird in diesem Differenzierungsvorgang die erste und primitivste geschlechtliche Divergenz, die Divergenz in männliches und weibliches Prinzip.

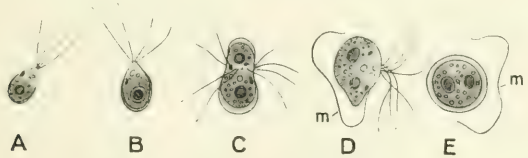


Fig. 7. Kopulation der Gameten von Chlamydomonas multifilis. A, B verschieden große Gameten, C—E deren Verschmelzung. (Nach Goroschankin[8].) m abgeworfene Zellmembranen.

Das bereitet sich ganz allmählich vor. Wir haben eben erst die reine Isogamie von Chlamydomonas reinhardi kennen gelernt, bei einer anderen, mit vier Geißeln ausgestatteten Chlamydomonas-Art, bei Chl. multifilis, zeichnen sich die Gameten durch auffallende Größenschwankungen aus, die zwischen sieben und zwölf Mikromillimetern liegen. Die Verbindungen erfolgen noch durchaus

wahllos, man kann einen kleinsten mit einem größten Gameten sich vereinigen sehen, es können die Partner auch ziemlich gleich groß sein. Der Vorgang selbst verläuft im wesentlichen in den uns bereits bekannten Formen, unter Abwerfen ihrer Geißeln und Zellmembranen verschmelzen beide Gameten zur encystierten Zygote (Fig. 7)[8], einen bestimmenden Einfluß auf das Ganze haben die variablen Größenverhältnisse der Gameten noch nicht gewonnen. Das verwirklicht sich erst bei einer dritten Chlamydomonas-Art, bei Chl. braunii. Hier begegnen wir zwei stets wohlgeschiedenen Gruppen von Gameten, kleineren von etwa elf (Fig. 8 A) und größeren von etwa zwanzig Mikromillimetern Größe (Fig. 8 B), erstere jetzt als Mikrogameten, letztere als Makrogameten bezeichnet. Beide gehen hervor aus Gametocyten, die Mikrogameten aus einer Achtteilung von solchen, die Makrogameten aus einer Zwei- oder höchstens Vierteilung. Abgesehen von der Größe sind beide Gametenformen durchaus gleichgestaltet, sie erweisen sich beide morphologisch in jeglicher Hinsicht als Abbilder ihrer zugehörigen vege-

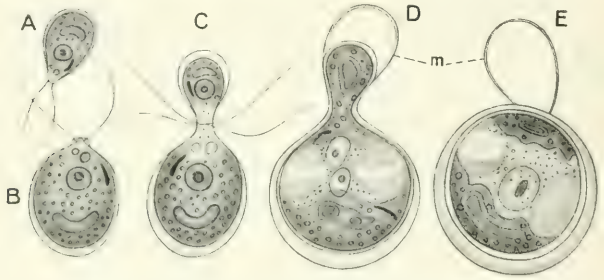


Fig. 8. Kopulation der Gameten von Chlamydomonas braunii. A Mikro-, B Makrogamet, C—E deren Vereinigung. (Nach Goroschankin[8].) m zurückbleibende Zellhaut des Mikrogameten.

tativen Formen durch den Besitz zweier Geißeln, eines stäbchenförmigen roten Augenflecks, eines grünen Chromatophors und einer am hinteren abgerundeten Ende aufgequollenen Zellhaut. Eine Differenz sexuellen Wesens macht sich an ihnen erst bemerkbar während der Kopulation. Wohl kommt beiden Gameten noch die Fähigkeit der Lokomotion zu, wenn aber dann die Berührung beider Vorderenden erfolgt ist (Fig. 8 C), so beginnt jetzt der Mikrogamet aus seiner Zellhaut auszutreten und mit seinem Körper direkt in den Makrogameten, der durchaus innerhalb seiner Zellhaut liegen bleibt, überzufließen (Fig. 8 D). Und darin kommt nun eine aktive, zur passiven weiblichen Zelle hindrängende männliche Betätigung aufs eindeutigste zum Ausdruck. Das übrige bewegt sich in bekannten Bahnen. Es verschmelzen zur vollen Einheit die Plasmaleiber, dann auch die Kerne, eine feste Hülle umgibt die rundliche Zygote (Fig. 8 E) und ermöglicht ihr eine längere Ruheperiode[8].

Was bei den Chlamydomonas-Arten angebahnt wird, das vollendet sich bei den höheren mehrzelligen Algen, deren Betrachtung wir indessen dem nächsten

Kapitel vorbehalten wollen, das findet seine volle Ausgestaltung fernerhin bei den tierischen Protozoen aus der Klasse der Sporozoen. Überall treffen wir hier wohlgeschieden die beiden Generationen der Gametocyten und Gameten, bald in Iso- und bald in Anisogamie. In letzterem Falle dann in schärfster Ausprägung der oben umschriebenen Arbeitsteilung. Bei einer Coccidie, dem in Darmzellen eines Tausendfüßlers schmarotzenden Coccidium schubergi, erscheinen die Makrogameten als ansehnliche, achtzehn bis zwanzig Mikromillimeter messende Kugeln, die dicht erfüllt sind von stark glänzenden Nährstofftröpfchen, denen aber jegliches Bewegungsorganell völlig fehlt (Fig. 10 D, ma). Und ganz im Gegensatz dazu erscheinen die Mikrogameten als dünne, fadenförmige, nur sieben bis neun Mikromillimeter große Körperchen, denen durch den Besitz zweier Geißeln eine hohe Beweglichkeit zu eigen wird (Fig. 10 D, mi). Sie sind es allein, welche durch ihre Betätigung das Zusammenfinden der beiderlei Gameten ermöglichen, ebenso wie dann später, nach erfolgter Vereinigung, die jetzt unter einem ganz offenbaren aktiven Einbohren des Mikrogameten in die Substanz des Makrogameten erfolgt (Fig. 10 D), wie dann später der Makrogamet mit seinem Plasmaleib im wesentlichen das Substrat für die sich anschließende Zygotenbildung abgibt [10]. Ähnliches finden wir bei den Haemosporidien und ähnliches auch bei den Gregarinen, wo das Beispiel des im Skolopender schmarotzenden Pterocephalus nobilis uns nochmals über den großen Gegensatz belehren möge, in den Mikro- und Makrogameten eintreten können. Erstere erscheinen hier als spindelförmige Körperchen, die vorn in einer Schnabelspitze enden, hinten in einen feinen geißelartigen Schwanzfaden auslaufen (Fig. 9mi), letztere besitzen eine geschlossene cylindrische Form, bekunden durch eingelagerte Körnchen, Kügelchen und Vakuolen ihren Reichtum an Nährsubstanzen (Fig. 9 ma) [11].

Fig. 9. Männlicher Mikro- (mi) und weiblicher Makrogamet (ma) von Pterocephalus nobilis. (Nach Léger et Duboscq [11].)

Es betrifft diese sexuelle Divergenz zunächst einzig und allein die Gameten, sind es ja doch gerade deren Verrichtungen und Aufgaben, welche die ursächlichen Momente für die divergenten morphologischen Umgestaltungen abgeben. Aber nun liegt die Vorbereitung der typischen Gametenformen schon im Bereich der Gametocytengeneration und so ist es verständlich, daß die spezifischen Differenzen zwischen Mikro- und Makrogameten dann, wenn sie einigermaßen höhere Grade erreichen, rückwirkend bereits in der Gametocytengeneration sich bemerkbar machen müssen. Das heißt nichts anderes, als daß die sexuelle Divergenz jetzt auch die Gametocytengeneration ergreift, innerhalb der wir nun gleichfalls Makro- und Mikrogametocyten unterscheiden können. Vortrefflich charakterisieren das die Sporozoen. Nehmen wir etwa das eben erst genannte Coccidium schubergi. Die vegetativen Individuen sind einfache kugelige Gebilde mit vakuoligem Plasma und Kern (Fig. 10 A). Die Gametocyten weisen die gleiche Kugelform auf, scheiden sich aber nach ihrer inneren Struktur aufs deutlichste in zwei Gruppen. Die einen häufen massenhaft rundliche Nährstoffkörner in ihrem Plasma an, sie stellen die Makrogametocyten (Fig. 10 B) dar, welche

mit der Gesamtheit ihres Körpervolumens in Makrogameten (Fig. 10 D, ma) übergehen, die anderen zeichnen sich durch dichter gefügtes körniges Protoplasma aus, sie sind die Mikrogametocyten (Fig. 10 C), die unter vielfacher Kernvermehrung in zahlreiche Mikrogameten (Fig. 10 D, mi) zerfallen[10].

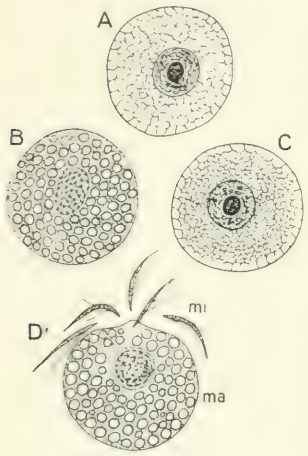


Fig. 10. Die geschlechtlichen Generationen von Coccidium schubergi. (Nach Schaudinn[10].) A ausgebildetes vegetatives Individuum, B Makro-, C Mikrogametocyt, D von Mikrogameten (mi) umschwärmter Makrogamet (ma).

Fig. 11. Konjugationsstellung eines Infusors, Climacostomum virens. (Nach Stein[12].)

Als ein höchst eigenartiger Sonderfall der bisher besprochenen Erscheinungen stellt sich die Konjugation der ciliaten Infusorien dar. Die tatsächlichen Vorgänge[12] sind ganz kurz folgende. Zwei Infusionstierchen beginnen sich zu umkreisen, legen sich mit ihren Längsseiten aneinander und beginnen in der Mundgegend ihre Plasmaleiber zu verschmelzen (Fig. 11). Es wird so eine beschränkte Verbindungsbrücke zwischen beiden Körpern hergestellt und diese dient dem Austausch von Kernteilen. Jedes Infusor enthält zwei Kerne, einen Großkern (Makronucleus) und einen Kleinkern (Mikronucleus). Die Tätigkeit des ersteren ist einzig mit den vegetativen Funktionen verknüpft, er zerfällt völlig während der Konjugation und wird in seinen Teilstücken resorbiert (Fig. 12). Der Mikronucleus liefert die Geschlechtskerne: er teilt sich zweimal auf mitotischem Wege (Fig. 12 A, B), von den so entstandenen Teilstücken gehen drei (1—3) zugrunde, der vierte (4) teilt sich nochmals und seine Tochterkerne sind die eigentlichen Geschlechtskerne. Ein Tochterkern bleibt als stationärer Kern im Plasmakörper des Muttertieres liegen, der zweite tritt als Wanderkern in die beide Infusorien verbindende Plasmabrücke ein und wandert über (Fig. 12 C). Da in beiden konjugierenden Infusorien genau die gleichen Vorgänge sich abspielen, so muß ein gegenseitiger Austausch der Wanderkerne die Folge sein, beide gleiten an der Berührungsstelle der Plasmaleiber aneinander vorbei. Es rückt dann jeder Wanderkern auf den fremden stationären Kern los und vereinigt sich mit ihm zu einem spindelförmigen Konjugationskern (Fig. 12 D). Damit haben die eigentlichen geschlechtlichen Vorgänge

ihren Abschluß gefunden, beide Infusorien lösen sich wieder voneinander und im Inneren baut sich unter wiederholten Teilungen aus dem Konjugationskern ein neuer Makro- und Mikronucleus auf.

Über die Deutung dieser Vorgänge kann es kaum einen Zweifel geben. Die in der Konjugation zusammentreffenden Infusorien besitzen zunächst durchaus den Wert von Gametocyten, eine Besonderheit liegt für sie nur darin, daß sie mit ihren Plasmaleibern nicht in der Bildung von Gameten aufgehen, sondern daß sie diese Leiber unverändert in unmittelbarer Folge als Träger der sich anschließenden Gameten- und Zygotengeneration erhalten. Wanderkern und statio-

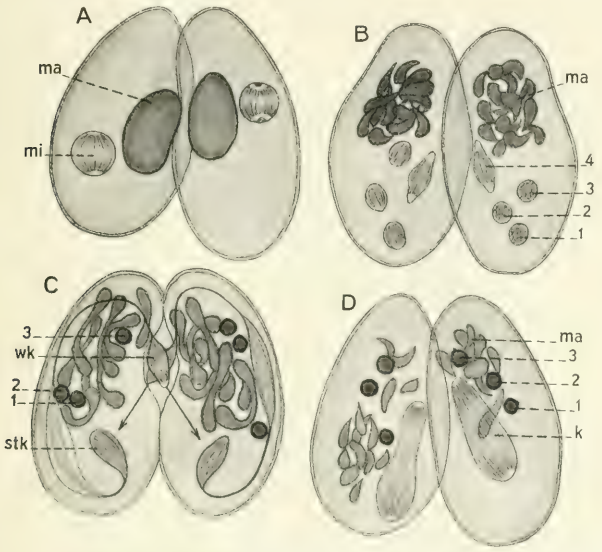


Fig. 12. Die inneren Kernveränderungen während der Konjugation zweier Infusorien. (Nach Doflein[2].) k Konjugationskern, ma Makronucleus, mi Mikronucleus, stk stationärer Kern, wk Wanderkern, 1—4 die vier Teilprodukte des Mikronucleus.

närer Kern sind ihren Funktionen nach genau gleichwertig einem männlichen und einem weiblichen Gameten. Als solche erscheinen sie in der Regel vom Äußeren reiner Isogameten, doch kennt man auch einzelne Fälle morphologischer Differenzen zwischen beiden. Der stationäre Kern kann deutlich größer sein als der Wanderkern, sein passiver, dem Makrogameten vergleichbarer Charakter wird dadurch stärker betont, den Wanderkern umgibt zuweilen eine dichtere Plasmastrahlung. Der Konjugationskern entspricht selbstverständlich einem Zygotenkern.

Aber noch eine zweite Besonderheit ist beachtenswert. Gametocyten liefern stets nur eine Form von Gameten, männliche Mikro- oder weibliche Makrogameten, sie sind getrennten Geschlechtes. Eine Ausnahme machen nur eben diese Infusorien, insofern ja hier jedes Individuum gleichzeitig beiderlei Elemente hervorzubringen vermag, aktiv sich betätigende männliche und passiv ruhende weibliche Gameten bzw. deren Kerne. Die Infusorien gewinnen damit den Charakter zwittriger Gametocyten, stehen als solche ganz einzigartig da. Und wenn man gelegentlich in der Gestalt und Größe konjugierender Infusorien bestimmte Unterschiede zwischen beiden Konjuganten feststellen zu können glaubte, so haben dieselben bei der völlig gleichwertigen geschlechtlichen Betätigung beider sicherlich nicht die Bedeutung sexueller Differenzen.

Mit einer einzigen Ausnahme, und diese betrifft die Infusorienfamilie der Vorticelliden. Es ist der Körper dieser Infusorien ja durch einen Stiel auf einer Unterlage befestigt, und wenn nun Konjugation stattfindet, so gleicht wohl der eine Partner in Größe wie in dem Besitze des Haftstieles und des kompli-

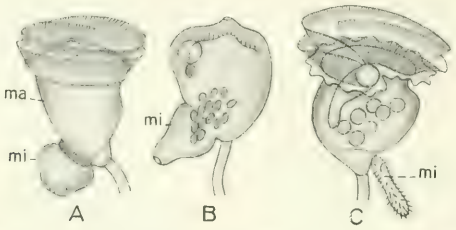


Fig. 13. Konjugation einer Vorticelle. (Nach MAUPAS[12].) ma Makrogametocyt, mi Mikrogametocyt.

zierten peristomalen Wimperapparates völlig einem sonstigen vegetativen Individuum (Fig. 13 A, ma), sein Genosse dagegen ist bedeutend kleiner, sein Mundfeld ist eingezogen, ihm fehlt ganz der Stiel und an dessen Stelle findet sich ein besonderer Wimperkranz (Fig. 13 A, mi). Mit Hilfe dieses hinteren Wimperkranzes schwärmt der kleinere Konjugant frei umher, er sucht einen festsitzenden Partner auf, heftet sich mit seinem Hinterende an ihm fest (Fig. 13A) und beginnt mit ihm zu verschmelzen (Fig. 13 B). Diese Verschmelzung führt zu einem vollständigen Überfließen und Aufgehen seines Plasmakörpers in dem Körper des größeren Genossen, es bleibt schließlich von ihm nichts weiter übrig als ein schmaler borstenbesetzter Schlauch, Reste seiner zusammengeschrumpften Körperhaut (Fig. 13 C), die schließlich gleichfalls abfallen.

Von besonderer Bedeutsamkeit sind die inneren Kernvorgänge. Da ist alles zunächst wie bei jeder normalen Konjugation, in beiden Konjuganten kommt es bei Zerfall des Makronucleus zur Herausbildung eines stationären und eines Wanderkernes. Aber bei der nachfolgenden Kopulation dieser Gametenkerne findet eine solche nunmehr nur statt zwischen dem Wanderkern des

kleineren und dem stationären Kern des größeren Konjuganten, während stationärer Kern des kleineren und Wanderkern des größeren zugrunde gehen. Das bedeutet aber nichts anderes, als daß das festsitzende größere Individuum zu einem empfangenden weiblichen, das freischwimmende kleinere zu einem befruchtenden männlichen Geschöpf geworden ist, beide heraus aus einer ursprünglichen Zwitternatur. Als getrennte Geschlechter erfuhren sie eine divergente Ausgestaltung, im weiblichen Geschlecht sich nur in der Unterdrückung der Tätigkeit des Wanderkernes äußernd, im männlichen dagegen zu einer völligen Verwandlung führend durch Reduktion der Körpergröße, Rückbildung des Haftstieles, Neubildung eines besonderen Wimperapparates. Und alles das geschieht an Gametocyten. Ihre sexuelle Divergenz beruht hier nicht mehr wie früher auf einer rückwirkenden Beeinflussung durch die Gestaltsverhältnisse der Gametengeneration, sie geht jetzt hervor aus den Anforderungen der Betätigung dieser Gametocyten selbst als aktiver Geschlechtspersonen. Von einer solchen geschlechtlichen Aktivität selbständig werdenden Gametocyten werden wir im nächsten Kapitel noch weiteres hören.

2. Kapitel

Der Gametocytenträger

Hologamie und Merogamie bei mehrzelligen Algen. Erste Herausbildung des Gametocytenträgers bei Volvox. Gametocytendifferenzierung der höheren Algenpflanzen. Zwergmännchen von Oedogonium. Die Geschlechtsverhältnisse der Pilze. Sexualität des Gametocytenträgers. Die Moose und Farne. Der Tierkörper als Gametocytenträger.

Wenden wir uns von den einzelligen Protozoen zu mehrzelligen Zellverbänden, so wiederholen sich in deren lockersten und ursprünglichsten Zuständen, so wie sie uns die Algenpflanzen bieten, ganz die gleichen Stufen geschlechtlicher Differenzierung[1]. Hologamie steht nochmals am Anfang, sie ist die typische sexuelle Fortpflanzungsform der Zygnemaceen. Zahlreiche, grüne Chromatophoren enthaltende Zellen haben sich bei ihnen zu langen Fäden aneinandergereiht. Zwei solcher Fäden legen sich in vorbereitender Handlung parallel nebeneinander, sodann beginnen zwei zu Nachbarn gewordene Zellen beider Fäden Fortsätze einander entgegenzusenden, sich zu berühren (Fig. 15 b) und schließlich unter Resorption der trennenden Zwischenwand zu verschmelzen (Fig. 15 c). Bei Mougeotia vollzieht sich die eigentliche Kopulation dann derart, daß beide beteiligte Zellen aus ihrer zugehörigen Cellulosemembran sich lösen, in den erweiternden Verbindungskanal übertreten und hier unter inniger Vereinigung und völliger Abkapselung die Zygote oder Zygospore, wie man jetzt zu sagen pflegt, bilden (Fig. 14). Hier haben wir also typischste Hologamie, die restlose Vereinigung zweier völlig gleichartiger vegetativer Individuen. Das erfährt eine gewisse

Fig. 14. Zygotenbildung von Mougeotia mirabilis. (Aus Oltmanns[1].) a, b die beiden Algenfaden, z Zygote.

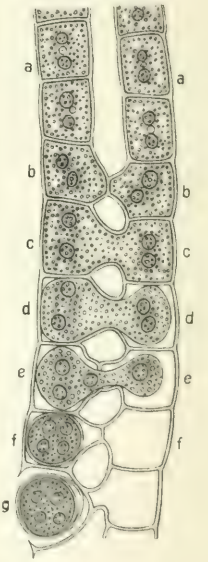


Fig. 15. Kopulation zweier Fäden von Zygnema leiospermum. (Nach de Bary[2].) a vegetative Zellen, b—f Verlauf der Kopulation, g Zygospore.

Modifikation bei der Gattung Zygnema und anderen. Die vorbereitenden Vorgänge sind die gleichen, aber wenn dann die Protoplasmen beider kopulierender Zellen in freie Berührung gekommen sind (Fig. 15c), so hebt sich nur der eine der beiden Partner aus seiner Cellulosekapsel heraus, rundet sich ab und wandert mit Kern und Chromatophoren durch den Verbindungskanal hindurch in die gegenüberliegende Nachbarzelle über (Fig. 15d, e), mit der zusammen er nunmehr in der Bildung der sich abrundenden Zygospore aufgeht (Fig. 15f)[2]. Hier sind die beiden kopulierenden Zellen wohl einander morphologisch noch völlig gleichwertig, nicht mehr aber nach ihrer physiologischen Betätigung, insofern nur eine Zelle aktiv die Vereinigung herbeiführt, die andere passiv abwartend sich verhält. Und es ist eine folgerichtige Weiterentwicklung, wenn wir schließlich wieder bei anderen Zygnemaceen, wie bei einzelnen Spirogyra-Arten (neglecta, crassa), die passiven Zellen stets größer, zuweilen bis über doppelt so groß als die aktiven Elemente werden sehen, jetzt hat weibliches und männliches Prinzip auch seinen äußerlich erkennbaren Ausdruck gefunden.

Diese Entwicklungstendenzen erfahren aber ihre Durchführung bis zu äußersten Konsequenzen wieder erst in Verbindung mit Merogamie. An den Anfang stellen können wir als ein förmliches Vorbild grundsätzlicher Art die zu kugeligen Zellverbänden zusammengeschlossenen Volvocineen. Da haben wir zunächst wieder in einfachster Form die Scheidung in die beiden Generationen der Gametocyten und der Gameten bei Stephanosphaera pluvialis. In einer kugeligen, von einer Hüllmembran umschlossenen Gallertmasse sind insgesamt acht grüne Einzelzellen in ringförmiger Zone angeordnet, jede durch Plasmafortsätze an der äußeren Membran befestigt, jede mit zwei langen Geißeln und einem Augenfleck versehen (Fig. 16 A). Der Eintritt in die geschlechtliche Fortpflanzung bereitet sich derart vor, daß sämtliche acht Zellen einer Kolonie ihre Haftfäden einziehen, sich abrunden und durch Teilung in acht, sechzehn oder zweiunddreißig Teilstücke zerfallen (Fig. 16 B). Sie sind in ihrer Gesamtheit zu Gametocyten geworden und liefern als solche in ihren Teilprodukten die Gameten. Diese sind bedeutend kleiner, spindelförmig, von grüner Farbe im mittleren Körperabschnitt, mit zwei Geißeln und einem roten Augenfleck am hellen Vorderende ausgestattet (Fig. 16 C). Je ihrer zwei legen sich, noch innerhalb oder außerhalb der mütterlichen Gallertkugel im Wasser, mit ihrem vorderen Körperspitzen aneinander (Fig. 16 D), wobei sie stets als reinste Isogameten sich darstellen, verschmelzen in langsam fortschreitendem Maße miteinander (Fig. 16 E, F), blähen ihren spindelförmigen Körper auf (Fig. 16 G) und gehen endlich nach Verlust der Geißeln in der sich mit einer Membran umziehenden kugeligen Zygote auf (Fig. 16 H)[3].

Den Fortschritt zu Anisogamie vermittelt eine zweite Volvocinee, die Eudorina elegans. Ihre meist aus zweiunddreißig Einzelzellen bestehenden Kolonien zeigen bei der Einleitung geschlechtlicher Vorgänge ein zwiefach verschiedenes Aussehen. Die einen verhalten sich ganz so wie wir es eben von den Kolonien der Stephanosphaera kennen lernten, ihre Einzelelemente teilen sich mehrfach

und lassen aus sich hervorgehen Bündel palisadenartig gestalteter, mit zwei Geißeln ausgestatteter, sich gelblich verfärbender, viel kleinerer Gebilde; in anderen Kolonien dagegen unterbleibt jede Teilung der Einzelzellen, sie runden sich unter geringer Größenzunahme ab, werden völlig unbeweglich. Die erstgenannten Kolonien liefern Mikrogameten, die letzteren typische Makrogameten. Die Mikrogameten schwärmen aus ihrer Mutterkolonie aus, suchen die Kolonien der ruhenden Makrogameten auf, durchdringen deren Gallerthüllen und führen die Vereinigung herbei, die dann auch hier wieder unter typischer Zygosporenbildung erfolgt.

Das alles bedeutet für uns nichts wesentlich Neues. Zu solchem bedeutsamster Art führt uns erst die Betrachtung einer dritten Volvocinee, der Gattung

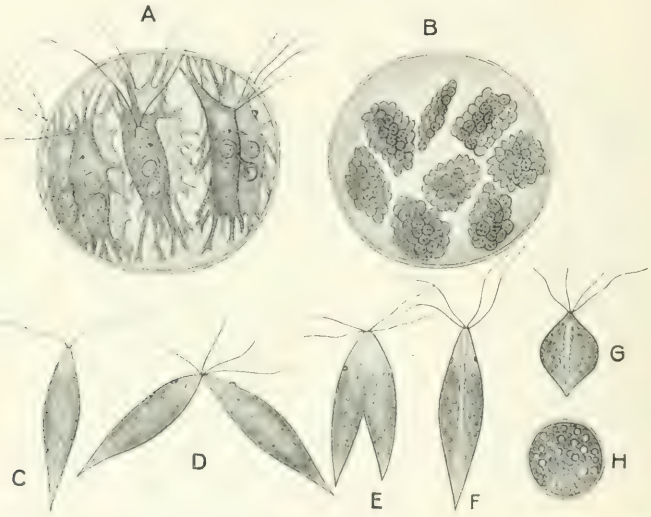


Fig. 16. Geschlechtliche Fortpflanzung von Stephanosphaera pluvialis. A vegetative Kolonie, B Kolonie in Gametenbildung, C einzelner Gamet, D—G verschiedene Zustände der Gametenkopulation, H ausgebildete Zygospore. (Nach Hieronymus[3].)

Volvox[1]. Ihre Kolonien (Fig. 17 A) bilden große, mit bloßem Auge leicht sichtbare Hohlkugeln, welche in eine periphere Gallertschicht eingelagert die zahlreichen, durch Plasmafortsätze verbundenen Einzelindividuen tragen. Diese letzteren sind nicht mehr gleichartig, schon morphologisch lassen sie eine gewisse Divergenz erkennen, insofern sie wohl alle mit zwei Geißeln und grünen Chromatophoren versehen sind, ein roter Augenfleck dagegen nur denen zukommt, die an dem bei der Bewegung nach vorn gerichteten Pol gelegen sind. Noch weit schärfer äußert sich ein Gegensatz aber in sexueller Hinsicht. Während bei

Stephanosphaera wie bei Eudorina durchaus stets die Gesamtheit der Verbandsgenossen zu Gametocyten wurde und alle als solche in der Gametenbildung aufgingen, sind hier bei Volvox die Einzelindividuen nur zum Teil sexueller Betätigung fähig, nur die, welche in der hinteren Hälfte der Kolonie ihren Sitz haben. Nur hier entwickeln sich in schärfster Form der Anisogamie vegetative Zellen entweder unter sehr bedeutendem Größenwachstum und vermehrter Anhäufung dunkelgrünen Chlorophylls zu Makrogametocyten, die dann in der Gesamtheit ihres Plasmaleibes zu einem einzigen Makrogameten werden, oder

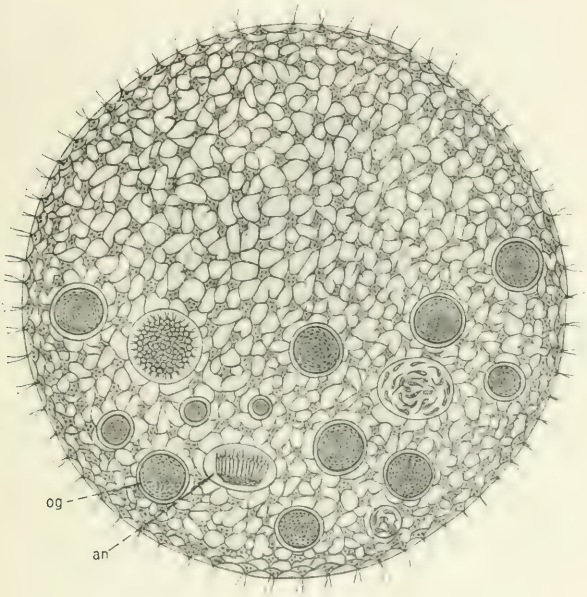


Fig. 17. Kolonie von Volvox globator mit Antheridien (an) und Oogonien (og). (Kombiniert nach Stein[5] und Cohn[4].)

aber sie beginnen sich lebhaft zu teilen und liefern als Mikrogametocyten Bündel langgestreckter, zweigeißeliger Mikrogameten (Fig. 17). Die ganze vordere Hälfte der Kolonie ist asexuell. Und so hat sich im gesamten Kolonieverbande eine Arbeitsteilung vollzogen, die vordere Hälfte übernimmt vorzugsweise die vegetativen Verrichtungen der Bewegung und der Ernährung, die hintere erfüllt die Funktionen der geschlechtlichen Fortpflanzung. Es stellen sich in diesem Verbande die Makro- und Mikrogametocyten gewissermaßen als spezialisierte Zellkomplexe der Gesamtkolonie dar, als Organe — als Geschlechtsorgane.

Man pflegt von ihnen als von Oogonien und von Antheridien zu sprechen und ihre spezifischen Produkte, die Makro- und Mikrogameten, sie erscheinen dann schon als förmliche Geschlechtsprodukte, als weibliche Eizellen und männliche Spermatozoide. Träger des Ganzen ist der vegetative Körper, aber er gibt den Gametocyten nicht nur den tragenden, stützenden Halt, er bildet zugleich den Mutterboden, aus dem heraus sich ihre Entwicklung vollzog. In der Folge der Generationen stellt er sich neben Gameten und Gametocyten als eine neue, dritte, er mag heißen der Gametocytenträger.

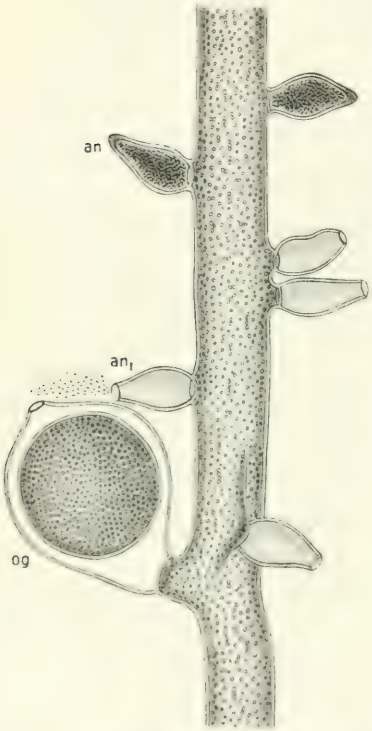


Fig. 18. Schlauchförmiger Faden von Vaucheria thureti mit ansitzendem Oogonium (og) und ebensolchen gefüllten (an) wie entleerten (an_1) Antheridien. (Nach Woronin[6].)

Damit sind in grundlegender Form die Verhältnisse fixiert, wie sie bei allen höheren Algenpflanzen anzutreffen sind. Überall tritt auf ein mehrzelliger vegetativer Gametocytenträger, zumeist in Faden- oder Blattform sich darstellend, an ihm entwickeln sich Gametocytenkomplexe und diese liefern die Gameten. Stets bilden die Gametocyten selbstständige, mehr oder weniger auffallende Gebilde. Auch dann schon, wenn eine Differenzierung in Mikro- und Makroformen noch gar nicht stattgefunden hat. So zeigen sich an den vielfach verzweigten Pflänzchen des zu den Grünalgen oder Chlorophyceen gehörenden Dasycladus die Gametocyten als intensiv grüne Kugeln, die in ihrem Inneren große Mengen von Isogameten hervorbringen und sie schließlich ins Wasser entleeren, wo die Kopulation stattfindet. Derartige geschlechtlich noch ganz undifferenzierte Gametocyten pflegt man als Gametangien zu bezeichnen, man begegnet ihnen in den verschiedensten Algengruppen, so beispielsweise neben der genannten Grünalge nicht selten bei primitiven Vertretern der Phaeophyceen, der braunen Meeresalgen. Zumeist aber hat verbunden mit scharfer Ausprägung der Anisogamie an den Gametocyten eine divergierende Entwicklung in Mikro- und Makrogametocyten, in Antheridien und Oogonien eingesetzt. Greifen wir da als einfacheres Beispiel die zu den Schlauchalgen (Siphonales)

gehörende Vaucheria heraus, deren fadenförmiger, vielfach verzweigter Körper eine einheitliche Plasmamasse mit zahlreichen eingelagerten Kernen enthält. Von ihm gliedern sich ab die Gametocyten, neben den birnförmigen, von Spermato-

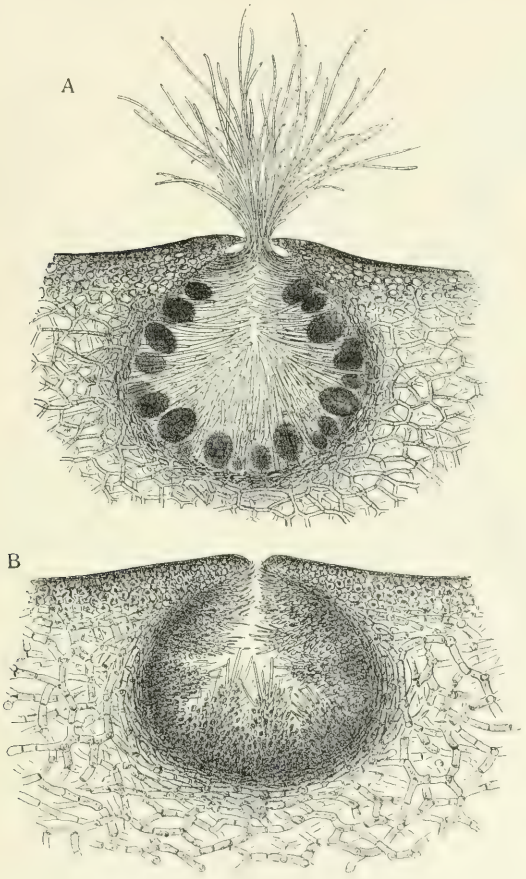


Fig. 19. Gametocytenstände der Gattung Fucus. A weibliches Conceptaculum von Fucus platycarpus, B männliches Conceptaculum von Fucus vesiculosus. (Aus Oltmanns[1].)

zoiden erfüllten Antheridien die großen keulenförmigen Oogonien, die in ihrem Inneren einen einzigen Makrogameten, eine von Öltropfen und sonstigen Reservestoffen erfüllte Eizelle enthalten und am distalen Scheitel in ihrer Hüllmembran

eine Öffnung zum Durchtritt der umherschwärmenden Spermatozoide zeigen (Fig. 18). Oder wählen wir ein komplizierteres Beispiel, bekannte Vertreter der braunen Meeresalgen, die Fucus-Arten. An ihrem lang auswachsenden, bandartigen und gabelig sich verzweigenden Zellenkörper treten an bestimmten Stellen eigenartige Bildungen in Form flaschenförmiger Einsenkungen, sog. Konzeptakeln auf (Fig. 19). Sie münden mit einer engen Mündung nach außen, sind an ihrer ganzen Innenwand mit zahlreichen Haaren, sog. Paraphysen besetzt und tragen endlich eingelagert zwischen diese Haare die eigentlichen Geschlechtsorgane in größerer Zahl. Entweder die ovalen, jeweils bis zu acht Eizellen erzeugenden Oogonien (Fig. 19A) oder die kleinen länglich gestreckten, Spermatozoide hervorbringenden Antheridien (Fig. 19B). Die Eizellen wie Spermatozoide werden ins Wasser entleert und treffen hier zur Kopulation zusammen. Was hier den komplizierteren Zustand, den Eindruck wahrhafter Geschlechtsorgane hervorruft, das ist eigentlich nur die Herausbildung besonderer Behälter zur Aufnahme der Oogonien und Antheridien, letztere selbst sind gegenüber den entsprechenden Gebilden von Volvox nur wenig und gegenüber denen einer Vaucheria überhaupt nicht höher differenziert.

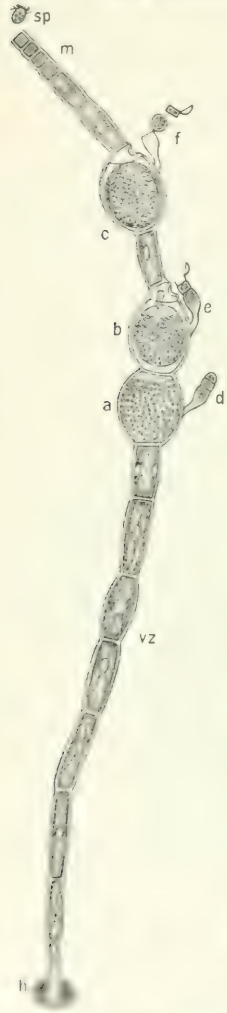


Fig. 20. Geschlechtsreifes Individuum von Oedogonium ciliatum. (Nach Pringsheim[7].) a jugendliches, b voll ausgebildetes Oogonium, c Oogonium mit fertiger Zygospore, d—f drei Entwicklungsstadien der Antheridien, h Haftscheibe, m Mutterzellen der Androsporen, sp ausschwärmende Androspore, vz vegetative Zellen.

Bestimmend für die spezifische Ausgestaltung der Gametocyten in Oogonien und Antheridien bleibt überall einzig und allein die Art ihrer produktiven Tätigkeit, die Erzeugung von Makro- und Mikrogameten. An dem Vollzuge des Geschlechtsvorganges selbst haben sie keinen unmittelbaren Anteil, es fehlen ihnen somit auch alle Differenzierungen, welche mit einer solchen Betätigung in Verbindung zu bringen wären. Davon gibt es nur eine Ausnahme, sie ist zu finden bei Vertretern der Grünalgenfamilie der Oedogoniaceen. Oedogonium bildet unverzweigte, auf einem Untergrund fixierte Zellreihen (Fig. 20). Die Oogonien entstehen auf ganz normalem Wege durch Anschwellung einzelner Faden-

zellen, die eine kugelige Form annehmen, große Chlorophyllkörner massenhaft in sich anhäufen und an der Membran ihres oberen Scheitelpoles eine besondere Zugangsöffnung zur Ausbildung bringen. Die Antheridien können bei manchen Arten auf ähnlichem Wege durch eine scheibenartige Umgestaltung einzelner Fadenzellen hervorgebracht werden, bei anderen aber, wie bei Oedogonium diplandrum oder ciliatum, da ist ihr Entwicklungsgang ein ganz anderer. Einzelne, zumeist an der Spitze gelegene Zellen des Fadens zerfallen in mehrere Scheiben, und aus dem Inhalt dieser Scheiben geht eine kleine, mit einem Wimperkranz versehene Spore, eine sog. Androspore hervor, die ausschwärmt, sich in der Nähe eines Oogoniums festsetzt und hier nun erst zu einem Antheridium wird (Fig. 20). Ein solches geht entweder völlig in der Erzeugung von Spermatozoiden auf, oder aber es entwickelt erst eine besondere Fußzelle zur Sicherung des Anhaftens und liefert dann zwei Spermatozoide, die einen Deckel am Scheitel des Antheridiums aufstoßen, ausschwärmen und in ein benachbartes Oogonium eindringen, um sich mit dessen Inhalt, der Eizelle, zu vereinigen (Fig. 20 e [7]). Die genannten Oedogonium-Arten stehen in diesem eigenartigen Verhalten übrigens nicht ganz allein, ihnen schließen sich in allem an die Bulbochaete-Arten, welche der gleichen Familie der Oedogoniaceen angehören und vielfach verästelte Fäden darstellen. Androspore plus Antheridium repräsentieren die gesamte Mikrogametocytengeneration, als solche haben sie die besondere Aufgabe sexueller Betätigung übernommen, den weiblichen Partner aufzusuchen, erfüllen also eine spezifisch männliche Funktion — „Zwergmännchen" hat man sie wohl genannt. Was sie als Gametocyten an Sondergestaltung aufweisen, das ist jetzt hervorgegangen aus den Anforderungen der eigenen aktiven Sexualität, beruht nicht auf rückwirkender Beeinflussung durch die Gametengeneration. Und damit erweisen sich die „Zwergmännchen" der Oedogoniaceen als Bildungen, welche den männlichen Konjuganten der Vorticellen hinsichtlich des Wertes ihrer sexuellen Differenzierung durchaus gleich zu setzen sind.

Wenn aktive sexuelle Betätigung von Gametocyten bei den Algen als seltener Ausnahmefall hingestellt werden muß, sie wird zu einer fast allgemeinen Regel bei einer zweiten Gruppe niederer Pflanzen, bei den Pilzen. Es sind diese ja unter Anpassung an saprophytische und parasitische Lebensweise aus Algen hervorgegangen, wir werden also grundsätzlich eine ähnliche sexuelle Organisation bei ihnen erwarten dürfen wie bei den Algen. Das trifft noch vollständig zu für eine ganz primitive Familie der Pilze, für die Monoblepharideen. Die ganze büschelförmige, im Wasser auf untergetauchten Gegenständen wachsende Pilzpflanze von Monoblepharis sphaerica besteht aus einer einzigen Zelle mit sehr zahlreichen Kernen. Von ihr gliedern sich die Gametocyten durch Querwände ab, die Oogonien als birnförmige Auftreibungen an der Spitze einzelner Fäden, die Antheridien unmittelbar darunter als zylindrische Röhrchen (Fig. 21 A). Die Oogonien enthalten eine einzige, von Öltropfen erfüllte kugelige Eizelle, die Antheridien liefern vier bis fünf, mit einer langen peitschenartigen Geißel versehene Spermatozoide. Letztere schlüpfen durch eine schnabelförmige Verlängerung des oberen Antheridiumendes hindurch nach außen, wandern nach dem

oberen Pol des Oogoniums hin und vollziehen in dasselbe eindringend ihre Vereinigung mit der Eizelle (Fig. 21 B). Die befruchtete Zygote drängt sich aus der Oogonienmembran heraus (Fig. 21 C) und geht außerhalb derselben in den ruhenden Dauerzustand über (Fig. 21 D)[8].

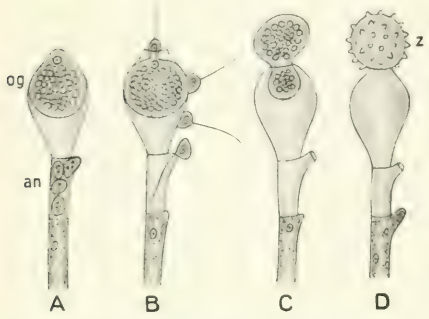


Fig. 21. Ablauf der Zygotenbildung bei Monoblepharis sphaerica. (Nach Woronin[8].) an Antheridium, og Oogonium, z ausgebildete Zygote.

Den übrigen Pilzen fehlt mit dem Übergange zum Leben auf dem trockenen Lande das feuchte Medium, wie es für eine Betätigung von Gameten unerläßlich ist. Deren Rolle übernehmen daher jetzt in den vorbereitenden Handlungen des Geschlechtsaktes die Gametocyten. Da können diese wiederum zunächst geschlechtlich noch undifferenziert erscheinen, also das vorstellen, was wir oben als Gametangien bezeichneten. Eine ganze Anzahl unserer gewöhnlichsten Schimmelpilze, wie Sporodinia grandis, Mucor mucedo zeigen uns diese Stufe. Das aus einer einzigen kernreichen Zelle bestehende reich verzweigte Mycel treibt aufrecht stehende Äste, aus denen birnförmige Ausstülpungen hervorwachsen, die einander bis zur Berührung entgegenstreben (Fig. 22 A), ihre Spitzenstücke durch Querwände von dem übrigen Mycel scheiden und so die eigentlichen Gametangien liefern (Fig. 22 B). Letztere bringen dann unter Auflösung der trennenden Scheidewand ihre aus kleinsten Isogameten bestehenden Inhaltsmassen zur Mischung, die Isogameten kopulieren und werden durch Membranen zu einem gemeinsamen großen Fruchtkörper, zu einer Zygospore, zusammengeschlossen (Fig. 22 C)[9].

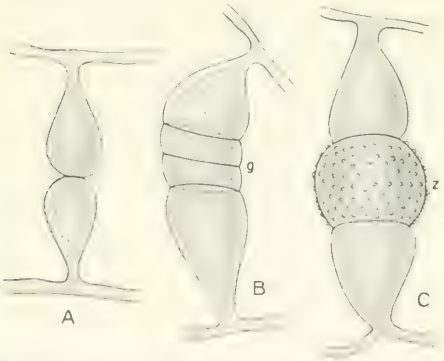


Fig. 22. Ausbildung der Zygospore von Sporodinia grandis. (Nach Gruber[9].) g Gametangien, z Zygospore.

Noch deutlicher prägt sich die aktive sexuelle Betätigung der Gametocyten dann aus, wenn sie in Oogonien und Antheridien sich differenzieren. Bei den Peronosporeen, etwa dem Pythium de Baryanum, entstehen Oogonien und

Antheridien auf eine ganz ähnliche Weise, wie sie oben von Monoblepharis beschrieben worden ist. Als kugelige Anschwellung entwickelt sich am Ende eines Mycelfadens zunächst ein Oogonium, darunter als schlauchförmige Ausbuchtung ein Antheridium (Fig. 23A). Dieses Antheridium krümmt sich nun hakenförmig gegen das Oogonium um, sendet einen Fortsatz durch dessen Wandung hindurch und läßt seinen Inhalt überfließen (Fig. 23B). In Oogonium wie Antheridium ist eine Mehrzahl von Kernen, von Gametenkernen enthalten, nur an einem Paar derselben vollzieht sich indessen die Vereinigung zu einem Zygotenkern, alle übrigen gehen zugrunde[10]. Dieses letztere gilt aber im speziellen hier nur für Pythium, bei anderen, wie etwa Albugo-Arten, tritt eine größere Zahl von Kernen in Kopulation. In allen Fällen aber sind diese Kerne solche von Isogameten, nie findet sich eine Sonderung derselben in Makro- und Mikrogameten. Und das ist um so eigenartiger, als die zugehörige Gametocytengeneration durchaus die Differenzierung in Makro- und Mikroformen aufweist, erklärt sich aber ohne Schwierigkeiten daraus, daß die zur eigentlichen Kopulation führenden vorbereitenden Handlungen des Zusammenbringens der Gameten eben völlig von der Gametocytengeneration übernommen worden sind. Es sei endlich noch bemerkt, daß alles dies, was wir zunächst an Beispielen niederer Pilze kennen gelernt haben, auch für die höheren gilt; bei allen Eumyceten, soweit bei ihnen echte Sexualität überhaupt erhalten geblieben ist, spielt sich die geschlechtliche Fortpflanzung, die hier zur Ausbildung eines sog. Ascus führt, stets unter aktiver Beteiligung zweier Gametocyten ab, mögen dieselben nun gleichartige Gametangien oder spezialisierte Oogonien und Antheridien sein.

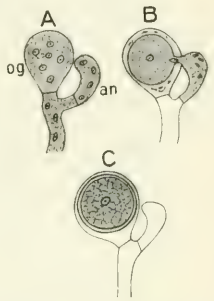


Fig. 23. Kopulation von Oogonium (og) und Antheridium (an) bei Pythium de Baryanum. (Nach de Bary[10] und Miyake[10].)

Ganz unberücksichtigt gelassen haben wir bis jetzt den vegetativen Gametocytenträger, die Algenpflanze, das Pilzmycel. Zunächst hat er mit den eigentlichen Geschlechtsvorgängen nichts mehr zu tun, als daß er deren spezifische Betätigungsorgane, Gametocyten und Gameten, an seinem Körper hervorbringt, daß er diesen die Nährstoffe zuführt, daß er ihr Träger bildet. Eine direktere Beziehung zur Sexualität bietet sich erstmals dann, wenn wir fragen nach der Art der Verteilung der Gametocyten an diesem Gametocytenträger. Männliche und weibliche Gametocyten werden entweder gleichzeitig an demselben Träger auftreten, sie werden aber auch auf verschiedene derselben verteilt sein können, im ersteren Falle würden wir von einem zwittrigen, im letzteren von einem getrenntgeschlechtlichen Zustand sprechen müssen. Beide Zustände treten unmittelbar nebeneinander auf, in so mannigfachem Wechsel, daß eine Fixierung etwaiger Gesetzmäßigkeiten zur Unmöglichkeit wird. Das können wir schon an dem Beispiel der Gattung Volvox erkennen. In Volvox globator (Fig. 17) haben wir eine ausgeprägt zwittrige Zellenkolonie vor uns,

ebenso ausgeprägt getrennt geschlechtlich ist Volvox aureus, dessen Kolonien mit verschwindenden Ausnahmen entweder nur Antheridien (Fig. 24A) oder

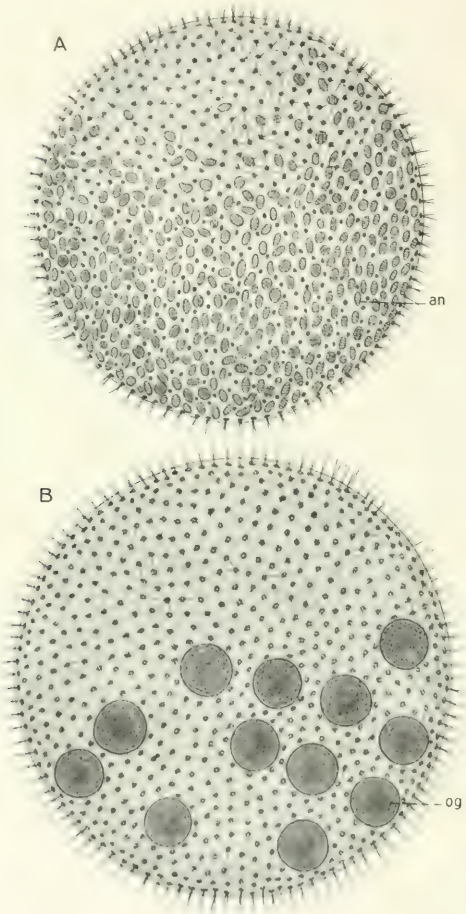


Fig. 24. Volvox aureus: A männliche, B weibliche Kolonie. (Nach Klein, 1889[4].) an Antheridien, og Oogonium.

nur Oogonien (Fig. 24B) hervorbringen. Weitere derartige Beispiele eines direkt entgegengesetzten Verhaltens nahe verwandter Formen lassen sich leicht aus

allen Algengruppen gewinnen. Unter den Grünalgen enthalten Gattungen wie Oedogonium oder Bryopsis sowohl zwittrige wie getrennt geschlechtliche Arten, von Vaucheria sind alle Arten zwittrig mit Ausnahme von V. dichotoma. Eine ähnliche Zwiespältigkeit herrscht innerhalb zahlreicher Gattungen der Braunalgen, Fucus platycarpus ist zwittrig, Fucus vesiculosus getrennten Geschlechts, ähnliches findet sich bei Rotalgen, etwa innerhalb der Gattung Batrachospermum. In anderen Fällen ist ein bestimmter Zustand wenigstens für die Gattung fixiert und die Gegensätze geschlechtlicher Konstitution beschränken sich auf Angehörige des gleichen Familienkreises, machen sich aber hier vielfach in schärfster Form bemerkbar.

In einer sehr eigenartigen Form tritt uns Geschlechtertrennung entgegen bei der Pilzfamilie der Mucorinen. Der geschlechtliche Vorgang selbst spielt sich ab unter Kopulation zweier Gametangien, so wie wir es oben von Sporodinia kennen lernten. Bei Sporodinia nehmen an einer solchen Kopulation zwei ganz beliebige sich treffende Gametangien teil, mögen sie nun dem gleichen oder einem fremden Mycel entstammen. Die Mycelien von Sporodinia sind, da sie gleichzeitig beide Komponenten einer geschlechtlichen Verschmelzung liefern, gewissermaßen zwittrig, was man besser hier, da ja eine sexuelle Differenzierung der Gametocyten nicht vorhanden ist, als homothallisch bezeichnet. Bei zahlreichen Mucor-Arten dagegen können nur solche Gametangien eine fruchtbare Vereinigung eingehen, welche von Mycelien entgegengesetzten Charakters abstammen. Diese Gegensätzlichkeit läßt sich bei dem Fehlen jeglicher sexueller Differenzierung der Gametangien nicht durch „männlich" oder „weiblich" ausdrücken, obwohl sie im allgemeinen getrennter Geschlechtlichkeit durchaus gleichzusetzen ist. Heterothallisch hat man daher diesen Zustand bezeichnet, er umfaßt, in Anwendung einer neutralen Ausdrucksweise, positiv und negativ gestimmte Individuengruppen. Und stets kann Kopulation nur zwischen Gametangien eines positiven und eines negativen Mycels stattfinden. Nach dem Aussehen der Gametangien lassen sich beide Mycelformen in keiner Weise auseinanderhalten, das ist aber zuweilen möglich durch eine Differenzierung im Bereiche der vegetativen Mycelfäden selbst, insofern positive Mycelien sich durch eine größere Üppigkeit des Wachstums auszeichnen können[11].

Dieses Verhalten positiver Mucor-Mycelien liefert uns Anfänge einer ganz außerordentlich bedeutsamen weiteren Stufe geschlechtlicher Entwicklung. Deren Verlauf gestaltete sich ja bisher so, daß zunächst einzig und allein die Gameten unter dem unmittelbaren Einfluß ihrer besonderen Betätigung eine spezifische sexuelle Ausgestaltung erfuhren, es folgten ihnen darin dann nach die Gametocyten und jetzt sehen wir, wie auch die dritte Generation des Gametocytenträgers einer Beeinflussung unterliegt, die sich richtet nach dem Wesen seiner Gametocyten. Wenn solches an getrennt geschlechtlichen Trägern von Oogonien und Antheridien sich vollzöge, so müßte das zur Ausprägung eines divergenten Habitus männlicher und weiblicher Geschlechtspersonen führen. Bei den Algenpflanzen ist kaum ein derartiger Fall bisher beschrieben worden. Denn wenn sich auch etwa bei der Gattung Cutleria, einem Vertreter

der Braunalgen, die männlichen und weiblichen Individuen sofort durch eine hellgelbe, bzw. tiefbraune Tüpfelung voneinander unterscheiden lassen, so beruht das doch nicht auf einer divergenten Färbung der eigentlichen vegetativen Pflanzenkörper, sondern einzig und allein auf der divergenten Färbung der Antheridien-, bzw. Oogonienstände. Die spezifische Ausprägung eines besonderen sexuellen Charakters des Gametocytenträgers gewinnt erst eine allgemeinere Verbreitung auf der nächst höheren Stufe pflanzlicher Entwicklung, bei den Moosen. Die Stufenfolge der geschlechtlichen Generationen, wie wir sie an den Algenpflanzen entwickelt haben, läßt sich in genau der gleichen Form übertragen auf die Moose und Farne[12]. Bei den Moosen wird der Gametocytenträger repräsentiert durch die eigentliche Moospflanze, welche in typischster Weise die Oogonien (hier Archegonien genannt) und Antheridien trägt. Was die Verteilung dieser Gametocyten anlangt, so treffen wir auch hier einen bunten Wechsel von Zwittertum und Getrenntgeschlechtlichkeit an, selbst bei verschiedenen Arten der gleichen Gattung (Pellia). Als bedeutungsvoller Fortschritt tritt aber neu hinzu die Ausgestaltung des bisher völlig indifferenten Gametocytenträgers im Dienst wirklicher geschlechtlicher Funktionen. Bei den Lebermoosen entwickeln sich an ihm besondere Schutzhüllen für die Gametocytenkomplexe oder Vorrichtungen, um Wassertropfen, die zur Betätigung der Gameten unentbehrlich sind, festzuhalten, bei den Laubmoosen wird daneben der gesamte Habitus bei Trennung der Geschlechter dimorph gestaltet. Männliche Pflanzen sind kleiner und einfacher organisiert als die weiblichen, welche für die Herausbildung des späteren Embryos einer kräftigeren Konstitution bedürfen. Was im Extrem bei Buxbaumia durchgeführt ist, wo die winzige fadenförmige männliche Pflanze nur ein einziges Blatt trägt, die weibliche dagegen ein wirkliches blättertragendes Stämmchen aufweist.

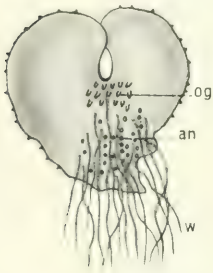


Fig. 25. Zwittriges Prothallium des Wurmfarns (Aspidium filix mas). (Aus Strasburger, Noll, Schenck und Schimper[13].) an Antheridien, og Oogonien, w Wurzelfaden.

Bei den Farnen ist der Gametocytenträger sehr stark zurückgebildet zu dem sog. Prothallium. Nie erhebt sich dieser über die Form eines einfachen, unregelmäßig gelappten Thallus, dessen kurze Lebensdauer völlig ausgefüllt ist mit der Erzeugung der Gametocyten und Gameten (Fig. 25). Zwittertum herrscht vor bei den echten Farnen, getrennte Geschlechter treten als Regel auf bei den Schachtelhalmen und den Wasserfarnen (Salvinia). Hier erreicht dann auch die Reduktion des Gametocytenträgers ihren Höhepunkt, er ist herabgesunken zu einer untergeordneten Phase der gesamten Vegetationsperiode der Farnpflanze, neben ihm, dem Gametophyten, ist eine zweite, eine ungeschlechtliche Generation, der Sporophyt, zu stetig wachsender Bedeutung gelangt. Und das wird sich als grundlegend erweisen für die Gestaltung aller höheren Pflanzen, wie wir im nächsten Kapitel hören werden.

In der zweiten großen Entwicklungsrichtung organisierter Wesen behält der Gametocytenträger dagegen seine Bedeutung bei, bei den Tieren bleibt er wahrhafter offensichtlicher Träger der Gametocyten, die sich hier zusammenschließen zu den Geschlechtsdrüsen oder Gonaden, zu Ovarien und Spermarien, und als Gameten liefern Ei- und Samenzellen. Jedes tierische Individuum ist in seiner Gesamtheit nichts anderes als ein Gametocytenträger, sein Körper überschreitet in der Stufenfolge allgemeinster geschlechtlicher Differenzierung nicht die Konstitution eines einfachen Algenfadens. Was ihn dann aber freilich hoch über jede Algenpflanze erhebt, das ist die gewaltige vielseitigste Ausgestaltung, die er in dem stetig zu höheren Vollendung strebenden Tierstamm als Geschlechtsperson erfuhr, eine Ausgestaltung, die den wesentlichen Inhalt dieses ganzen Buches ausmachen soll.

3. Kapitel

Der Gametocytenträger 2. Ordnung

Herausbildung eines Gametocytenträgers 2. Ordn. bei den höheren Pflanzen. Monoecie und Dioecie. Entsprechende Differenzierungen bei Tieren, bei Hydrozoen, Korallen, Pterobranchiern, ectoprocten Bryozoen und Synascidien. Allgemeine Konstitution eines tierischen Gametocytenträgers 2. Ordn., seine monoecischen und dioecischen Zustände, sein Verhältnis zur Produktion der Geschlechtszellen, sein sexueller Dimorphismus bei Hydroiden. Analoges bei Pflanzen.

Aus dem befruchteten Makrogameten der Farne geht nicht ein neuer Gametocytenträger von der Gestalt einfacher Prothallien hervor, sondern ein vielfach komplizierteres Gebilde, das wir als Farnpflanze kennen. Diese Farnpflanze ist ihrerseits niemals befähigt, Gameten als Geschlechtsprodukte zu liefern, sie vermag vielmehr nur auf ungeschlechtlichem Wege, durch Sporenbildung, sich zu vermehren. Erst aus diesen Sporen entwickelt sich dann von neuem ein Prothallium, das nun wieder Gameten in Form von Spermatozoiden und Eizellen zu erzeugen vermag. Wir haben hier einen Generationswechsel vor uns, Sporophyten und Gametophyten umfassend, und dieser Generationswechsel ist nun von grundlegender Bedeutung geworden für die geschlechtliche Konstitution aller höheren Pflanzen. Alle höheren Pflanzen stellen eine Kombination dieser beiden Generationen der Farne dar, insofern ihre vegetativen Teile durchaus einer ungeschlechtlichen Generation entsprechen, ihre Fortpflanzungsorgane aber in Wirklichkeit nicht nur einfache Organe, sondern eine ganze selbständige zweite Generation, eben die geschlechtliche Generation der Farne repräsentieren. Es wird diese letztere Generation, also der Gametocytenträger zusammen mit seinen Gametocyten und Gameten, getragen und gehalten von einer neuen, einer vierten Generation der Gesamtfolge, und diese wollen wir nennen den Gametocytenträger 2. Ordnung. Es soll hier nicht unsere Aufgabe sein, die Ableitung der Phanerogamenblüte aus den Fruktifikationsorganen der Farne im einzelnen zu verfolgen, man findet sie in jedem Lehrbuch der Botanik aufs genaueste verzeichnet. Für unsere Zwecke genügt es, in schematischer Form die geschlechtliche Konstitution einer höheren Pflanze festzustellen, nur um den Begriff dieses Gametocytenträgers 2. Ordnung möglichst scharf zu fixieren[1]. Die ungeschlechtliche Generation wird vertreten durch Stamm und Stengel mit Wurzeln und Blättern, durch Kelch- und Blumenblätter der Blüte, von ihr vorhanden ist ferner noch ihr gesamter ursprünglicher sporenbildender Apparat. Da sind vorhanden die ungeschlechtlichen Keimkörper in den Sporen, hier durch-

gängig, wie schon bei vielen Farnen, differenziert in Mikro- und Makrosporen, je nach ihrer Betätigung in der Hervorbringung männlicher oder weiblicher Gametocytenträger; da ist wohl entwickelt ein Sporenbehälter in dem Sporangium, wohl entwickelt ein blattartiger Träger des Sporangiums in dem Sporophyll, beide gleichfalls entsprechend ausgestaltet als Mikro- und Makroformen. Zu suchen haben wir diese Teile unmittelbar in der Phanerogamenblüte. Im männlichen Geschlecht (Fig. 26) zeigt sich uns das Mikrosporophyll in dem Staubblatt, das Mikrosporangium in dem Pollensack, die Mikrospore in dem Pollenkorn, und im weiblichen Geschlecht (Fig. 27) ist das Makrosporophyll geworden zum

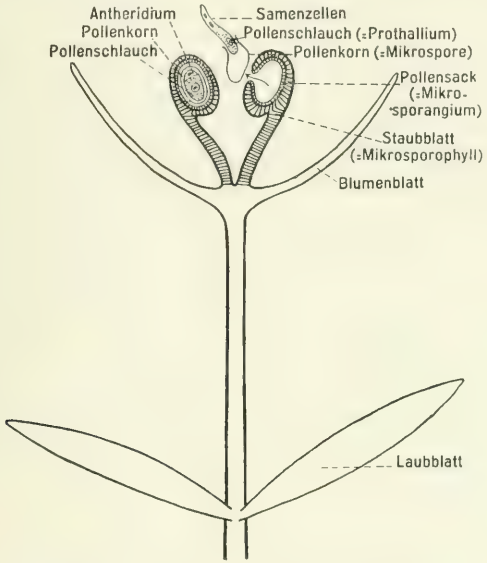


Fig. 26. Schematische Darstellung der Beziehungen zwischen Gametocytenträger 2. und 1. Ordnung bei der männlichen höheren Pflanze.

Fruchtknoten, das Makrosporangium zur Samenanlage mit Integument und Nucellus, die Makrospore zum Embryosack. Das alles gehört durchaus der ungeschlechtlichen Generation an und sie birgt nun erst in sich die geschlechtliche Generation vom Range eines Gametocytenträgers. Als rudimentäres Prothallium hat er sich im männlichen Geschlecht zum Pollenschlauch, im weiblichen zum Endosperm umgebildet, liefert er im männlichen Geschlecht die antheridiale Zelle als Samenmutterzelle, im weiblichen Geschlecht das Archegonium mit der Eizelle. Deutlicher als es weitere Worte klar zu machen vermögen, lehren wohl die beiden schematischen Figuren, wie tatsächlich der gesamte Gameto-

cytenträger von einer neuen Generation wirklich getragen wird, in dem gleichen Verhältnis wie er selbst die Gametocyten ursprünglich trug. Es kann dann der gleiche Gametocytenträger 2. Ordnung entweder nur männliche oder nur weibliche Gametocytenträger an sich zeigen, er kann auch beide gleichzeitig aufweisen, wir reden dann im ersteren Falle von dioecischen, in letzterem von monoecischen Pflanzen. Dioecie (Zweihäusigkeit) und Monoecie (Einhäusigkeit) entsprechen ihrem Wesen nach durchaus getrenntgeschlechtlichem und zwittrigem Zustand, müssen aber in ihrer Anwendung durchaus beschränkt bleiben auf Gametocytenträger 2. Ordnung, sind in dieser Anwendung aufs schärfste zu scheiden von jenen Begriffen, die ihrerseits nur Geltung haben können für Gametocytenträger 1. Ordnung. Viel Verwirrung und ständige Verwechslung herrscht darüber in der gesamten Literatur.

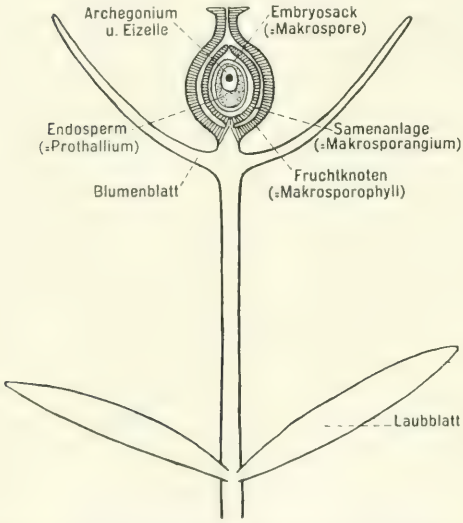


Fig. 27. Die gleichen Beziehungen (wie in Fig. 26) von der weiblichen höheren Pflanze.

Diese kompliziertere Stufe geschlechtlicher Organisation ist nicht beschränkt auf die Pflanzen, wir begegnen ihr auch bei den Tieren. Wenn es da zur Stockbildung kommt, so kann sich eine geschlechtliche Konstitution fixieren, die schlechtweg mit derjenigen der höheren Pflanzen identisch ist. Das gilt in ausgesprochenster Form für die einem Generationswechsel unterworfenen Hydrozoen[2]. Deren altbekannter Entwicklungsgang geht ja aus von einer sich festheftenden Planulalarve und einem einfachen Polypen, der dann durch fortgesetzte Knospung auf ungeschlechtlichem Wege einen aus zahlreichen Einzelpolypen, sog. Hydranthen, bestehenden Polypenstock erzeugt. Dieser selbst trägt niemals Geschlechtsprodukte, sondern es entsteht durch Knospung, also auf dem gleichen ungeschlechtlichen Wege, wie er bei der Hydranthenbildung sich betätigt, eine besondere Geschlechtsgeneration, die Medusengeneration (Fig. 28A). Die Medusen lösen sich vom Stocke los, schwärmen frei im Meere umher und bringen dabei an ihren Radiärkanälen oder am Mundstiel die Gonaden zur Entwicklung (Fig. 28B), aus deren Geschlechtsprodukten eine neue Planulalarve hervorgeht. Die Geschlechtsgeneration der Medusen entwickelt aber

nun Neigungen zur Rückbildung[3]. Es beginnen zu schwinden alle Organe, welche dem freien selbständigen Leben der Meduse dienen, das Velum als eigentliches Fortbewegungsorgan, die Tentakel als Sinnesorgane, Mundöffnung und Gastrovascularkanäle als Ernährungsorgane. Eine erste Stufe dieser rückschrittlichen Entwicklungstendenz zeigt uns etwa die Meduse von Stylactis[4] (Fig. 29), welche im wesentlichen noch eine typische Hydromeduse darstellt, nur daß die Randtentakel verkürzt sind, die Mundöffnung geschwunden ist. Eine längere Dauer freier Selbständigkeit ist ihr nicht mehr beschieden, die wenigen Stunden ihres freien Daseins benutzt sie zum Ausstoßen der massenhaft an ihrem Mundstiel entwickelten Geschlechtsprodukte, dann geht sie zugrunde. Ganz ähnlich verhalten sich die Medusen von Millepora[5], denen Velum und eigentliche

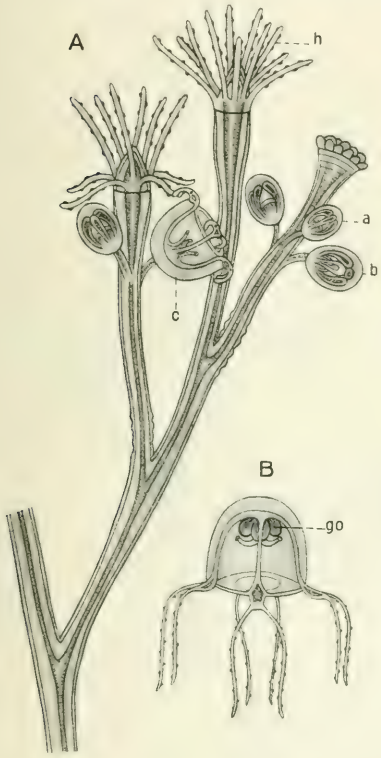


Fig. 28. Bougainvillia ramosa: A Polypenstock, B losgelöste geschlechtsreife Meduse. (Nach Allmann[2].) a—c verschiedene Stadien der Medusenknospung, go Gonaden, h Hydranth.

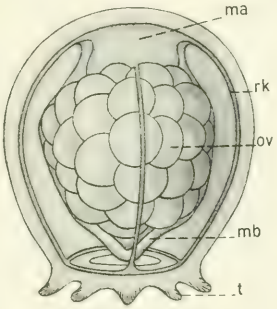


Fig. 29. In Rückbildung begriffene weibliche Meduse von Stylactis hooperii. (Nach Sigerfoos[4].) ma Magenraum, mb Mundstiel, ov Ovarium, rk Radiärkanäle, t rudimentäre Tentakel.

Tentakel ganz fehlen und die nur wenige Stunden sich träge umherbewegen, ähnliches gilt von den Medusen der Plumularia obliqua[6], es fehlt gar auch der Mundstiel den freien Medusen von Agastra und Eucopella (Fig. 30)[7]. Und nun folgt eine zweite Stufe der Degeneration, die ursprünglich frei beweglichen Medusen geben dieses freie Leben auf, lösen sich nicht mehr vom Mutterstock los, sondern bleiben mit ihm dauernd verbunden. Campanularia zeigt uns unmittelbar

den Ablauf dieses Vorganges: während bei Camp. calyculata eine Anzahl der Medusen noch frei wird und nur ein Bruchteil am Stocke haftend hier die Geschlechtsprodukte zur Reife bringt, sind bei Camp. hincksi bereits alle Medusen sessil geworden[8]. Jetzt greifen auch morphologische Reduktionen in weit stärkerem Maße umgestaltend ein, jetzt werden völlig rückgebildet Velum, Tentakel und sonstige Sinnesorgane, werden reduziert die Ernährungsorgane. Die freien Medusen sind zu sessilen Medusoiden geworden, gewöhnlich je nach dem Grade der Rückbildung als Gonophoren und Sporophoren (Sporosacs) bezeichnet. Typische Gonophoren mit starker Unterdrückung der Medusenorganisation zeige uns als erläuterndes Beispiel die Gattung Cordylophora (Fig. 31). Die Me-

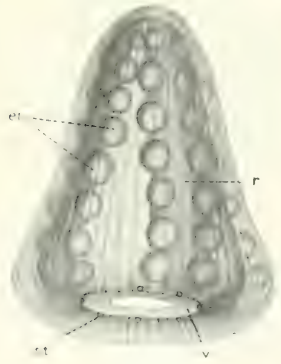


Fig. 30. In Rückbildung begriffene weibliche Meduse von Eucopella campanularia. (Nach v. Lendenfeld[7] aus Kühn[3].) ei Eier, r Radiärkanal, st Statolithenbläschen, v Velum.

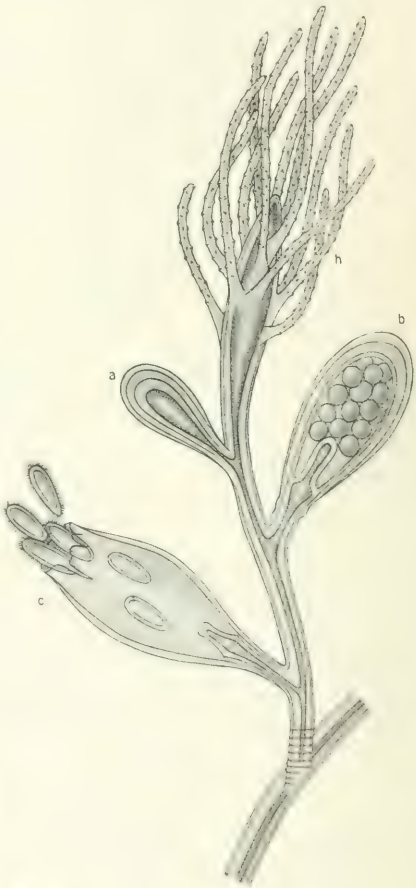


Fig. 31. Zweigstück eines Stockes von Cordylophora lacustris. (Nach Allman[2].) a jugendliche, b geschlechtsreife, c zum Brutbehälter gewordene alte Gonophore, aus der die Planulalarven ausschwärmen, h Hydranth.

dusenglocke ist geschlossen, damit zugleich sind alle Sonderbildungen des Schirmrandes geschwunden, der Mundstiel ist auf einen einfachen Zapfen

reduziert, das Gastrovascularsystem außerordentlich vereinfacht. Die ursprünglich freien Geschlechtstiere sind jetzt keine selbständigen Personen mehr, sie sind förmlich zu einer Art von Geschlechtsorganen herabgesunken, bilden als solche jetzt nur noch einen Teil des Polypenstockes, der als ihr Träger erscheint. Damit geht die Parallele zu den höheren Pflanzen bis ins einzelne hinein. Wie dort das Prothallium als Gametocytenträger seine Selbständigkeit verlor, so hier die Meduse, wie dort die vegetative Pflanze vom Werte einer ungeschlechtlichen Generation als Träger der ursprünglichen Geschlechtsgeneration auftrat, so hier der Polypenstock. Letzterer stellt mithin zweifellos gleichfalls einen Gametocytenträger 2. Ordnung dar*), einen solchen tierischer Art, wie er dann auf gleicher Grundlage seine höchste Ausprägung bei den aus Hydrozoenstöcken hervorgegangenen Siphonophoren findet.

Tierstöcke können auch auf einfacherer Grundlage, ohne Verbindung mit einem Generationswechsel, zur Herausbildung von Gametocytenträgern 2. Ordnung führen. Korallenstöcke bestehen zunächst aus nicht mehr als einem Komplex zusammengefügter vollwertiger und gleichwertiger Einzelindividuen, bei denen die übergeordnete zusammenschließende Einheit des Stockes nur durch das gemeinsame, alle verbindende Coenosark aufrecht erhalten wird. Die Überordnung des Stockes wird aber sofort sehr bedeutend verstärkt, wenn innerhalb der einzelnen Glieder des Stockverbandes eine Arbeitsteilung eintritt und sie zu abhängigen Gliedern dieses Verbandes herabsinken läßt. Das ist beispielsweise eingetreten bei Vertillum, wo tentakellose kleinere Nesselpolypen, deren Schlundwand von zahllosen Nesselkapseln besetzt ist, neben normalen Polypen stehen[10]; oder bei Renilla, wo besondere rudimentäre Polypen die spezielle Aufgabe des Wassereinsaugens für die Kolonie übernommen haben[11]. Alle diese umgestalteten Polypen sind geschlechtlos und sie bilden jetzt zusammen mit der Grundmasse des Stockes eine übergeordnete morphologische Einheit, welche die von ihrer Tätigkeit abhängigen normal gebliebenen und als solche geschlechtlich sich betätigenden Polypen trägt. Letztere sitzen mithin wiederum als Gametocytenträger einem solchen höherer Ordnung auf.

Einer ganz ähnlichen Entwicklungsrichtung folgt die eigenartige Gruppe wurmverwandter Organismen, die man als Pterobranchier zusammenzufassen pflegt. Auch ihre Kolonien bilden zunächst nichts anderes als Gruppen nebeneinandergefügter gleichartiger Einzelindividuen, die bei Orthoecus völlig voneinander getrennt sind[12], bei Cephalodiscus wenigstens mit ihren in eine Grundmasse eingesenkten Stielen zusammenhängen, bei Rhabdopleura aber schließ-

*) Wenn hier diese Parallele zwischen Tier und Pflanze durchgeführt wird, so muß hinzugefügt werden, daß dieselbe vollkommen ist hinsichtlich der Erscheinungen des eigentlichen Generationswechsels, daß dieselbe aber nicht Geltung hat hinsichtlich des neuerdings so genannten Phasenwechsels, der es mit sich bringt, daß bei der Pflanze die geschlechtliche Generation des Gametophyten mit halber Chromosomenzahl haploiden Charakters ist, die ungeschlechtliche Generation des Sporophyten mit doppelter Chromosomenzahl dagegen diploiden Charakters[9]. Unsere vergleichenden Feststellungen über den Wert der Gametocytenträger verschiedener Ordnungen werden indessen von diesen Differenzen in keiner Weise beeinflußt.

lich durch ein gemeinsames Röhrensystem zu einer wirklichen Einheit verbunden sind[13]. Und dann treten neben Geschlechtstiere wiederum geschlechtslose Neutren. Bei Cephalodiscus sibogae erscheinen geschlechtslose Formen (Fig. 32 A) als die eigentlichen Nährtiere der Kolonie, sind als solche mit vier Paaren mächtiger tentakeltragender Arme ausgestattet, wogegen an den Geschlechtstieren (Fig. 32 B) diese Arme auf ein Paar tentakelloser Fortsätze reduziert sind, der Darmkanal bis auf ganz geringe Reste geschwunden ist, dafür aber die mächtig an-

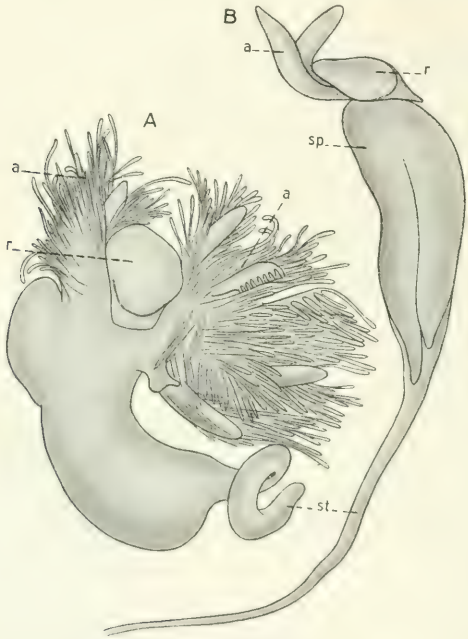


Fig. 32. Cephalodiscus sibogae: A geschlechtsloses Neutrum, B männliches Geschlechtstier. (Nach Harmer[14].) a Arme, r Rüssel, sp Spermarien, st Stiel.

geschwollenen Gonaden den größten Teil des Körpers für sich in Anspruch nehmen[11]. Als eine selbständiger Erhaltung nicht mehr fähige Geschlechtsperson ist der Gametocytenträger hier wiederum völlig in der übergeordneten Einheit des Gametocytenträgers 2. Ordnung aufgegangen.

Und zum dritten Male begegnen wir dem gleichen Entwicklungsgang bei den ectoprocten Bryozoen. Wohl handelt es sich da vielfach um Kolonien völlig gleichartig nebeneinander stehender Einzelindividuen, aber bei einer Gruppe derselben, bei den cyclostomen Bryozoen, hat sich wiederum eine Umgestaltung

nach divergenten Richtungen angebahnt. Die große Mehrzahl der Individuen weist den normalen Bautypus der Bryozoen auf, von verkalkten Röhren umschlossen sind sie in eine chitinöse Grundmasse nach den Wachstumsgesetzen des Stockes eingefügt. Aber sie sind steril, es fehlt ihnen als sog. Zooecien jede Spur von Geschlechtsorganen (Fig. 33, zo). Diese letzteren sind dagegen bei anderen Individuen, die sich durch ihren größeren Umfang, durch ihre bauchig aufgetriebene Form auszeichnen, bei den sog. Gonozooecien oder Ooecien (Fig. 33, oc), das wesentliche der Organisation, so wesentlich, daß der übrige Weichkörper, besonders in der Tentakelscheide und dem ganzen Darmkanal, eine so gut wie völlige Rückbildung erfährt und in der Ausbildung der Embryonen

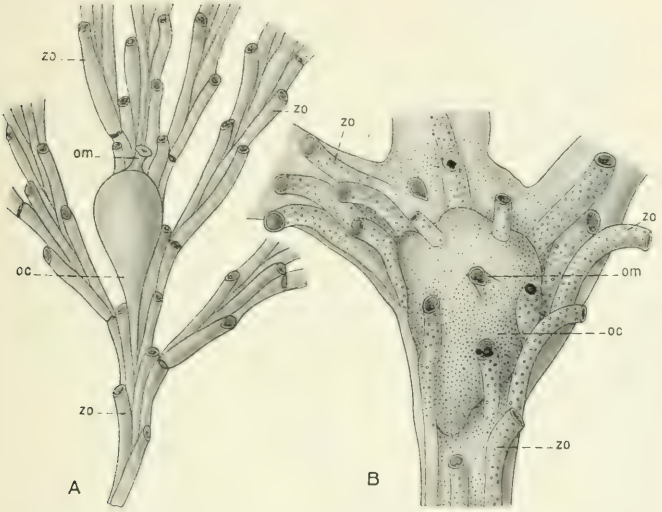


Fig. 33. Teilstücke cyclostomer Bryozoenstöcke: A von Crisia ramosa, B von Stomatopora major. (A nach Harmer[16], B nach Hincks[17].) oc Ooecien, om deren Mündungsrohr, zo Zooecien.

aufgeht[15]. Jetzt sind ursprünglich vollwertige Geschlechtspersonen vom Werte einfacher Gametocytenträger wieder völlig zu ganz unselbständigen Teilstücken einer höheren Individualitätsstufe, eines typischen Gametocytenträgers 2. Ordnung geworden.

Zuletzt könnten in diesen Zusammenhängen noch die koloniebildenden Ascidien, die Synascidien, genant werden. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle sind deren Kolonien allerdings nichts anderes als Konglomerate völlig selbständiger Einzelindividuen, die allenfalls durch gemeinsame Kloakenöffnungen in engere Beziehungen treten und Anläufe zur Ausbildung einer höheren Organi-

sationsstufe finden sich eigentlich nur bei den Botrylliden[18]. Zunächst ist rein morphologisch der Zusammenhang der Einzeltiere hier ein engerer dadurch geworden, daß ein ernährendes Kanalsystem sie alle verbindet, weiter aber bleiben die ersten der aus dem jungen Stammtier hervorgehenden Generationen völlig steril, treten erst in sechster Generation vollreife, dem sterilen Mutterstamm aufsitzende Geschlechtsindividuen auf. Und dadurch ließe sich das Ganze gleichfalls als Gametocytenträger 2. Ordnung ansprechen.

Betrachten wir jetzt die Konstitution dieser Gametocytenträger 2. Ordnung etwas näher von allgemeinerem Gesichtspunkte aus. Die Gametocytenträger 1. Ordnung, welche an ihnen sich finden, können entweder nur männliche oder nur weibliche oder schließlich beiderlei Geschlechtsprodukte zugleich enthalten. Ihre Verteilung ruft ganz wie bei den Pflanzen einen bald monoecischen, bald dioecischen Zustand hervor. Monoecie ist selbstverständlich überall da vorhanden, wo die Gametocytenträger 1. Ordnung zwittrige Konstitution besitzen, also bei den ectoprocten Bryozoen, bei den Synascidien. Unter getrenntgeschlechtlichen Formen ist Monoecie Regel bei den Siphonophoren[19], Dioecie dagegen bei den eigentlichen Hydropolypen, im ersteren Falle finden sich männliche und weibliche Geschlechtspersonen am gleichen Stock, im letzteren an verschiedenen. Doch kommen Ausnahmen von der Regel in beiden Gruppen vor, unter den Siphonophoren ist Diphyes acuminata dioecisch[20], unter den Hydropolypen tragen Plumularia pinnata[21] und echinulata[22] männliche und weibliche Gonophoren an dem gleichen Zweig, erheben sich bei Dicoryne conferta[21] Stämmchen mit männlichen und solche mit weiblichen Gonophoren aus dem gleichen Wurzelstock. Ein Wechsel des Verteilungsmodus kann innerhalb der gleichen Gattung statthaben. Neben der erwähnten dioecischen Diphyes acuminata erscheint Diphyes turgida monoecisch, unter den Korallentieren treffen wir die wechselvollsten Zustände dieser Art (vgl. dazu das folgende Kapitel, S. 43) und unter den Pterobranchiern der Gattung Cephalodiscus sind die einen monoecisch, andere dioecisch[23].

Der weite Abstand, der die Generationen der Gameten und des Gametocytenträgers 2. Ordnung voneinander trennt, bringt es mit sich, daß letzterer an den eigentlichen Geschlechtsvorgängen so gut wie keinen Anteil nimmt. Aber ganz unberührt von der Geschlechtlichkeit bleibt er nicht. Das zeigt sich zunächst bei der primären Entstehung der Geschlechtszellen. Überzeugend ist vielfach dargetan, wie die Keimplasmen von Eltern- und Tochtergenerationen miteinander in kontinuierlichem Zusammenhang stehen. Dieser Zusammenhang kann nur aufrecht erhalten werden durch die Geschlechtszellen, welche daher unmittelbar von der einen Generation der nächstfolgenden übergeben werden müssen. Im Falle der Herausbildung eines Gametocytenträgers 2. Ordnung ist das aber nur möglich, wenn die Geschlechtszellen dessen Körper passieren, also zum wenigsten zeitweise in ihm sich aufhalten. Und so ist es in der Tat. Genannt wurde vorhin die Synascidienfamilie der Botrylliden. Schon das junge, aus einer befruchteten Eizelle hervorgehende Tier enthält Geschlechtszellen, aber es schließen sich diese nicht hier schon zu einer Gonade zusammen, sie

treten in die nächstfolgende Knospengeneration ein, verweilen auch da nicht, sondern wandern weiter und weiter bis zur sechsten oder siebenten Ascidiengeneration, wo sie dann endlich als Gonaden sich zusammenfügen und so ihren Trägern den Rang von wirklichen Gametocytenträgern verleihen[18]. Ähnliches ist bei ectoprocten Bryozoen, bei Crisia, festzustellen. Auch da treten die Geschlechtszellen schon am Stocke in die äußere Erscheinung, in seiner Wachstumszone, an den Spitzen der Zweige, sondern sie sich aus mesodermalem Embryonalgewebe heraus, und erst nachträglich gehen sie dann von hier aus die Verbindung mit den später sich ausbildenden Geschlechtspersonen, mit den Ooecien ein[24]. Seit langem ist solches ferner bekannt von den Hydrozoen. Träger der reifen Geschlechtszellen sind ja hier stets die Medusen, mögen sie nun sich als freie Geschöpfe betätigen oder mögen sie auf die Stufe sessiler Medusoide zurückgesunken sein, aber der erste Erscheinungsort der Geschlechtszellen liegt weit zurück im Coenosark des Polypenstockes, von wo aus weite aktive Wanderungen sie zu ihrer endgültigen Reifungsstätte hinführen, zum Körper der knospenden Medusen oder zu dem der Gonophoren[25].

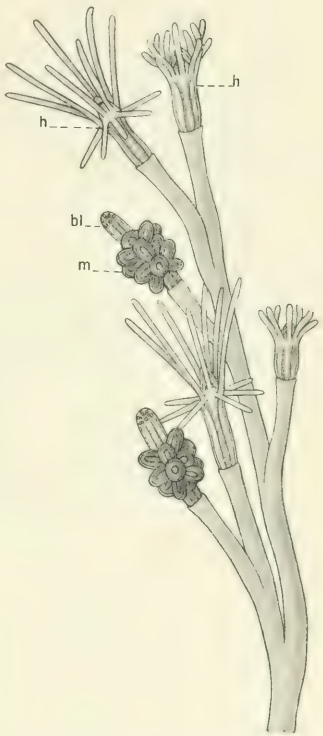


Fig. 34. Teilstück eines Stockes von Dicoryne conferta. (Nach Allman[2].) bl Blastostyl, h normale Hydranthen, m knospende Geschlechtspersonen.

Der Gametocytenträger 2. Ordnung spielt in dem geschilderten Zusammenhange gewissermaßen die Rolle eines Vermittlers zwischen zwei aufeinander folgenden Geschlechtsgenerationen. Aber das ist auch alles. Anzeichen einer wirklich aktiven geschlechtlichen Betätigung, sich ergebend aus einer Beteiligung am Ablauf der Geschlechtsvorgänge selbst, sind nur außerordentlich spärlich nachweisbar. Und damit steht wieder in Zusammenhang, daß äußere geschlechtliche Differenzierungen am Gametocytenträger 2. Ordnung nahezu völlig fehlen, ganz im Gegensatz zu dem Gametocytenträger 1. Ordnung, dessen unendlich mannigfache geschlechtliche Sonderbildungen uns ja in diesem ganzen Buche beschäftigen werden. Nur auf der höchsten Ausbildungsstufe eines tierischen Gametocytenträgers 2. Ordnung, bei den Hydrozoen, weist Äußeres auf eine aktive Betätigung im Geschlechtsleben hin.

Am Polypenstock knospen die Medusen hervor. Ihre Bildungszone kann liegen an beliebigen Stellen des Stockes, sie kann sich aber auch beschränken auf ganz bestimmte Polypen, die dann in besonderer Anpassung an ihre einseitige Aufgabe die Nährfunktionen aufgeben, Mundöffnung und Tentakel zurückbilden. Sie werden zu Blastostylen und tragen als solche massenhaft an ihrem Körper die Medusenknospen (Fig. 34). Sie erweisen sich in der Regel völlig indifferent in ihrer Gestalt gegenüber dem Geschlecht der zukünftigen Medusen, und nur gelegentlich erscheinen sie sexuell differenziert, am auffälligsten wohl bei einer Siphonophore, der Physophora hydrostatica, wo die Blastostyle weiblicher Geschlechtspersonen reich verzweigt erscheinen, die entsprechenden männlicher Art dagegen einfache, lang ausgezogene kolbenförmige Schläuche darstellen[26]. Der Bau der Blastostyle kompliziert sich bei den thecaten Hydrozoen dadurch, daß sie von einer weit abstehenden peridermalen Kapsel umschlossen werden, es entsteht ein Gonangium (Fig. 36, gn). Und diese Gonangien, die also durchaus Bestandteile des ungeschlechtlichen Polypenstockes darstellen, können nun wiederum verschieden gebaut sein, je nachdem sie männliche oder weibliche Geschlechtsindividuen hervorbringen. Das zeigt uns zunächst in einem einfachen Beispiel Laomedea angulata, wo die unregelmäßig birnförmig gestalteten männlichen Gonangien (Fig. 35 A) eine kurze Mündungsröhre an ihrer Spitze tragen, bei den weiblichen (Fig. 35 B) dagegen dieses gleiche Rohr unterhalb der Spitze liegt, viel länger ist, sich bogenförmig nach innen krümmt und trichterartig nach außen erweitert[27]. Der komplizierte Mündungsapparat der weiblichen Gonangien steht vermutlich im Zusammenhang mit der Aufnahme der Spermatozoen sowie mit dem Aus-

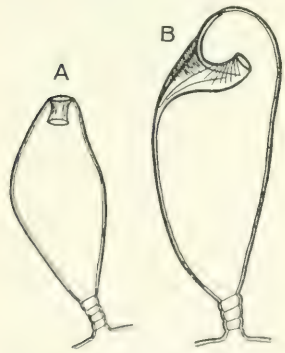


Fig. 35. A männliches, B weibliches Gonangium von Laomedea angulata. (Nach Babić[27].)

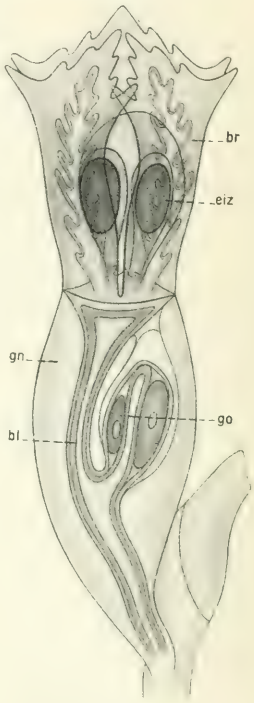


Fig. 36. Weibliches Gonangium von Sertularia tamarisca. (Nach Allman[2].) bl Blastostyl, br Brutblättchen, eiz im Brutraum gelegene Eizellen, gn Gonangium, go Gonophore mit zwei Eizellen.

tritt der im Inneren des Gonangiums sich entwickelnden Schwärmlarven. Es werden Beziehungen verwandter Art noch viel offenbarer bei der Gattung Sertularia. Die männlichen Gonangien von Sertularia tamarisca sind wiederum ungefähr birnförmig gestaltet, mit kurzer Mündungsröhre versehen, bei den weiblichen dagegen (Fig. 36) erheben sich über der ringförmigen Verschlußscheibe drei blattartig verbreiterte Fortsätze, die mit ihren teilweise gezahnten Rändern zur Bildung eines Hohlraums sich zusammenschließen, in dessen Innerem die von mehreren häutigen Säcken umschlossenen Eier ihre Entwicklung durchmachen[21]. Hier wären also Teile des ursprünglich geschlechtlich gänzlich inaktiven Polypenstockes aufs unmittelbarste verwendet zur Schaffung geschlechtstätiger Organe, zur Herausbildung eines Brutraumes.

Noch stärker ist die sexuelle Inanspruchnahme des Polypenstockes bei den Plumulariiden. Hier sind vielfach in eigenartiger Weise ganze Zweige des Polypenstockes zu Schutzsprossen der Gonangien geworden, zu sog. Phylactocarpen[28], in ihrer ausgezeichnetsten Form bei den Aglaophenien als Corbulae auftretend. An einer solchen Corbula (Fig. 37) schließen sich die einander folgenden zweizeilig alternierend gestellten Zweige eines Hauptastes unter blattartiger Verbreiterung und unter Ausbildung randständiger kleiner Nesselpolypen (Nematophoren) über den in Gruppen stehenden Gonangien zu einem schützenden Behälter zusammen. Und derartige Corbulae können nun bei Aglaophenia sexuell verschieden gestaltet sein, verschieden je nachdem sie einen Schutzbehälter für männliche oder für weibliche Gonangien darstellen. Im ersteren Falle (Fig. 37A) erheben sich die einzelnen Blättchen frei in lockerem Gefüge, im letzteren (Fig. 37B) verschmelzen sie miteinander zu einer geschlossenen Kapsel, die nun eine ganz spezifische geschlechtliche Funktion zu erfüllen hat. Sie dient als Brutraum für die jungen, in den Gonophoren erzeugten und herausgebildeten Schwärmlarven, die erst durch ein Platzen der Corbulawände frei werden[29].

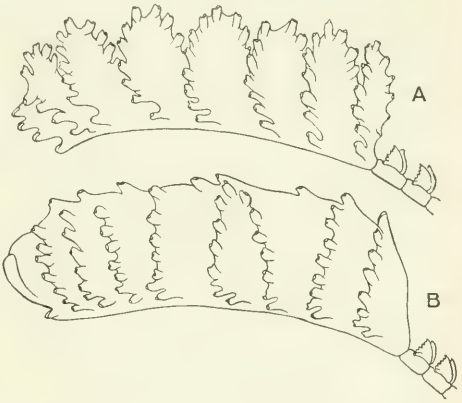


Fig. 37. A männliche, B weibliche Corbula von Aglaophenia diegensis. (Nach Torrey and Martin[29].)

Alle diese geschlechtlichen Differenzierungen sind ihrer Entstehung nach wohl verständlich, insofern die von ihnen berührten Teile der ungeschlechtlichen Generation eben doch in nähere Beziehung zu den eigentlichen Geschlechtstieren und deren Betätigung getreten sind. Weniger leicht wird ein solches Verständnis

dann, wenn trotz Fehlens derartiger Beziehungen ein sexueller Dimorphismus am Polypenstock auftritt, wenn er verschiedene Gestaltung aufweist, je nachdem bei bestehender Dioecie männliche oder weibliche Gametocytenträger an ihm sich befinden. Es sind derartige Fälle freilich nicht häufig, ich vermag eigentlich nur einen in dem Fall der Hydractinia polyclina anzuführen, wo die normalen Nährpolypen der männlichen Kolonien sich von denen der weiblichen durch einen längeren Rüssel unterscheiden[21].

Was wir soeben von einem tierischen Gametocytenträger 2. Ordnung erfahren haben, das fordert zu einem Vergleich mit entsprechenden Erscheinungen des Pflanzenreiches unmittelbar heraus[30]. Zunächst erweist sich ja ein gonangientragender Polypenstock bis ins einzelne hinein in seiner Konstitution identisch mit einer blütentragenden höheren Pflanze. Wie in dem Gonangium des Hydroidenstockes sich aus Elementen der ungeschlechtlichen Generation ein schützender Behälter für die geschlechtliche Medusengeneration herausgebildet hat, so treten bei der Pflanze Teile der ungeschlechtlichen Generation in der Blüte als Beschützer und Träger der Geschlechtsperson des Prothalliums auf. Und wie das Gonangium sexuell dimorph sein kann, so auch die Blüte. Dies zunächst gleichfalls durchaus in deutlich erkennbarer Beziehung zu den Geschlechtsvorgängen. So beispielsweise dann, wenn bei dem zu den Monokotyledonen gehörigen Eriocaulon nautiliforme das hintere Perigonblatt der weiblichen Blüte blasig aufgetrieben ist wie die Schale eines Nautilus und dergestalt für die Frucht, der es ankleben bleibt, einen Schwimmapparat darstellt. Oder wenn, um ein allgemeiner bekanntes Beispiel heranzuziehen, beim Mais die weiblichen Blütenstände gegenüber den rispenartig geformten und somit normalen Grasinfloreszenzen ähnlichen männlichen Ständen eine dicke fleischige Achse entwickeln und so eine Ablagerung von Reservestoffen ermöglichen, die für die spätere Samenbildung unentbehrlich sind. Aber derartige Beziehungen bestehen nicht immer und häufig sind sexuelle Differenzen im Bau der Blüten gar nicht so ohne weiteres in einem bestimmten Sinne deutbar. Bei Valeriana-Arten tragen die männlichen Blüten bedeutend größere Blumenkronen als die weiblichen, bei den Begonien besteht die kleine männliche Blütenhülle aus vier, die große weibliche Blüte aus fünf Blättern, sind ferner die männlichen Blütenstände mehrblütig und langgestielt, die weiblichen einblütig und fast sitzend. Oder um ein noch auffallenderes Beispiel anzuführen, bei der Orchideengattung Catasetum sind männliche und weibliche Blüten derart verschieden gestaltet, daß sie in den frühesten Beschreibungen verschiedenen Gattungen zugeteilt wurden[31]. Bei Catasetum barbatum weist die männliche Blüte (Fig. 38A), zuerst als Myanthus barbatus beschrieben, ein nach unten gekrümmtes, dicht betrauftes Labellum auf, trägt sie die übrigen länglich gestreckten Perigonblätter teils nach oben, teils nach unten gewendet; wogegen die weibliche Blüte (Fig. 38B), zuerst als Monachanthus viridis wissenschaftlich bekannt geworden, ihr helmförmiges Labellum in entgegengesetzter Richtung nach oben kehrt, die übrigen Perigonblätter dagegen sämtlich in geschlossenem Bündel nach unten umgeschlagen zeigt.

Es kann endlich auch bei den Pflanzen die geschlechtliche Differenzierung noch weiter rückwärts auf den rein vegetativen Körper des Gametocytenträgers 2. Ordnung übergreifen, aber bemerkenswerterweise auch hier nur in relativ seltenen Fällen. Beim Hanf, Cannabis sativa, sind die männlichen Pflanzen kleiner, tragen sie schmälere und weniger reich gegliederte Blätter als die weiblichen. Es soll ferner bei Ailanthus glandulosa der männliche Baum schlanker und reicher verzweigt sein, er soll bei Gingko eine länger gestreckte Krone und weiter abstehende Zweige besitzen. Wir begegnen somit äußerem, sexuellem Dimorphismus bei Pflanzen als einer nur seltenen Erscheinung. Und wenn das im Vergleich mit den Tieren besonders auffällig hervortritt, so darf sicherlich dafür mit Recht angeführt werden, daß Trennung der Geschlechter auf verschiedene Pflanzenindividuen überhaupt der weniger häufige Fall ist, mag aber in noch höherem Maße dafür verantwortlich sein, daß wir es eben beim Individuum der höheren Pflanze im Gegensatz zu der überwältigenden Mehrzahl der tierischen Individuen mit einem Gametocytenträger 2. Ordnung zu tun haben, der den geschlechtlichen Vorgängen um so vieles ferner gerückt ist, von ihren Anforderungen viel weniger leicht erreicht wird.

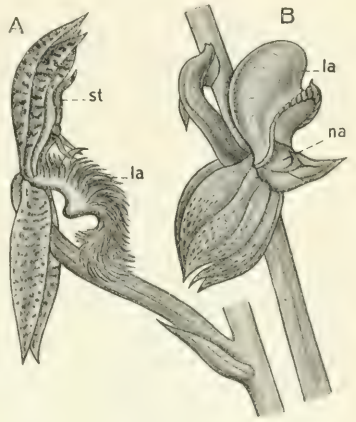


Fig. 38. A männliche, B weibliche Blüte von Catasetum barbatum. (Nach Darwin [31].) la Labellum, na Narbe, st Staubblatt.

4. Kapitel

Zwittertum und Getrenntgeschlechtlichkeit

Noch unbestimmte Geschlechterverteilung bei Schwämmen und Coelenteraten. Fixierter Gonochorismus. Sein Schwanken nach zwittriger Bestimmung hin. Rudimentärer Hermaphroditismus bei Gliedertieren und Amphibien. Das Bidderscbe Organ der Kröten. Fixierter Wechsel von Gonochorismus und Hermaphroditismus in der Heterogonie parasitischer Nematoden. Fixierter Hermaphroditismus. Sein Schwanken nach getrennt geschlechtlicher Bestimmung hin. Sekundäre Umwandlung von Zwittrigkeit in getrennt geschlechtlichen Zustand, bei Plattwürmern (Sabussowia, Didymozoen, Bilharzia, Dioicocestus) und bei Manteltieren (Distaplia, Sycozoa). Ebensolche Umbildungen von Gonochorismus in Zwitterzustände, bei Nematoden (Rhabditis, Diplogaster) und Cirripedien. Bedeutung der Zwergmännchen von Scalpellum und Ibla. Wirksame Faktoren für die Herausbildung zwittriger und getrennt geschlechtlicher Zustände.

Wie uns schon die Algenpflanzen lehrten (vergl. Kap. 2, S. 23), erscheint der Gametocytenträger gegenüber der geschlechtlichen Eigenart seiner Gametocyten zunächst völlig indifferent, es entwickeln sich an seinem Körper entweder nur männliche oder nur weibliche Gametocyten oder auch beide zugleich. In ersterem Falle sprechen wir von Getrenntgeschlechtlichkeit oder Gonochorismus, in letzterem von Zwittertum oder Hermaphroditismus. Schwankende Verteilung dieser Zustände ist äußerer Ausdruck der sexuellen Indifferenz, wie sie uns bei niederen Tiertypen ganz ebenso wie bei den Algen entgegentritt. Das zunächst schon bei den Schwämmen, dem selbständigen kleinen Nebenstamm der mehrzelligen Metazoen, wo bei vielfacher Unsicherheit in der Festlegung des sexuellen Charakters[1] nebeneinander stehen so wahrhaft ausgeprägte Zwitter wie Sycandra[2] und so bestimmt getrennt geschlechtliche Formen wie Ephydatia fluviatilis[3]. Das dann weiter bei den Coelenteraten. Ganz unübertrefflich läßt sich da die geschlechtliche Indifferenz demonstrieren an der primitiven Urform aller echten Metazoen, an dem Süßwasserpolypen der Gattung Hydra. Die an dem mehrzelligen Körper hervorknospenden Gonaden, die Ovarien und Spermarien, sie haben hier wahrlich noch eine große Ähnlichkeit mit den Oogonien und Antheridien der Algen, wie dort so vielfach, so können auch hier beiderlei Komplexe gleichzeitig an demselben Gametocytenträger auftreten (Fig. 39C), wobei dann die kegel- oder zitzenförmig erhobenen Spermarien die vordere, die kugeligen Ovarien die hintere Hälfte des Körpers für sich beanspruchen. In anderen Fällen hat sich eine Trennung der Gonaden auf verschiedene Individuen voll-

zogen, es erscheinen männliche (Fig. 39A) und weibliche (Fig. 39B) Tiere, an denen dann die auf Zwitterindividuen festgelegten topographischen Beziehungen im wesentlichen beibehalten werden. In nichts findet diese geschlechtliche Indifferenz eine bessere Bestätigung als in den zahlreichen sich widersprechenden Befunden der Literatur[4]. Zwittertum herrscht zweifellos vor bei Hydra viridis und grisea, doch sollen bei ihnen gelegentlich auch reine Männchen und Weibchen sich finden; als rein gonochoristisch wird Hydra fusca hingestellt, ob aber Zwitterformen völlig auszuschließen sind, bleibt zweifelhaft.

Noch in einer zweiten Coelenteratengruppe, bei den Korallentieren, erfahren die beiden in sich fixierten Zustände von Gonochorismus und Hermaphroditismus eine ganz ähnliche Auflösung. Bei der Edelkoralle, Corallium rubrum, kann ein und dasselbe Polypenindividuum gleichzeitig beiderlei Ge-

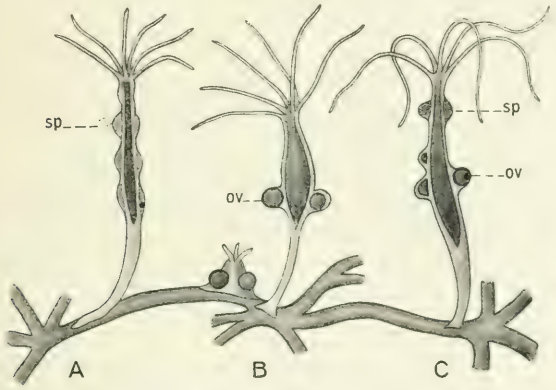


Fig. 39. Die verschiedenen geschlechtlichen Zustände bei der Gattung Hydra: A rein männliche, B rein weibliche, C zwittrige Form. (In Anlehnung an Laurent[5].) ov Ovarien, sp Spermarien.

schlechtsprodukte hervorbringen, häufiger ist eine Scheidung in rein männliche und rein weibliche Polypen, eine Scheidung, die dann übergreift auf ganze Zweige des Stockes und schließlich auf die Gesamtheit der Stöcke, womit dann der ursprünglich monoecische Zustand in einen dioecischen verwandelt wäre[6]. Solch wechselndes Verhalten zeigen auch andere Octokorallien, wie Pennatula-Arten oder Sympodium coralloides, die neben vorherrschender Trennung der Geschlechter doch nicht selten auch Zwitterzustände aufweisen[7]. Erst bei Alcyoniden[8] und Gorgoniden[9] ist Trennung der Geschlechter zu einer fixierten Eigenschaft geworden.

Unbeständigkeit gleicher Art findet sich bei den Hexakorallien. Im allgemeinen sind die Aktinien getrennten Geschlechts, aber unter den Cerianthiden[10] erscheinen neben den gonochoristischen Formen wie Cerianthus

borealis und Pachycerianthus fimbriatus als Zwitter Cerianthus membranaceus, oligopodus und sulcatus, Zwitterorganisation zeigt aus der Familie der Monauliden die Gattung Scytophorus[11]. Unter den Zoantheen ist die Gattung Zoanthus vorwiegend zwittrig, sind Palythoa und Epizoanthus getrennten Geschlechts, wobei die Geschlechtertrennung sich wiederum bis auf die ganzen Stöcke erstrecken kann[12]. Unter den Steinkorallen ist zwittriger Natur Flabellum rubrum, insofern der männlichen Reife jüngerer Altersstufen die weibliche Reife älterer Tiere nachfolgt, scheint dagegen Coenopsammia willeyi wieder getrennten Geschlechts zu sein[13].

Für den Gametocytenträger ist also tatsächlich auf primitiver Organisationsstufe tierischer — wie auch pflanzlicher — Natur die Art der Gametocyten und Gameten, die Art der Gonaden also, die er trägt, völlig gleichgültig. Es ist von vornherein in der Gesamtheit der Individuen einer kleineren oder größeren systematischen Einheit, einer Art, einer Gattung oder einer Familie, die Fähigkeit der Produktion nur einer oder beider Formen von Gametocyten enthalten. Was dann schließlich zur Ausprägung einer bestimmten äußeren geschlechtlichen Erscheinungsform führt, das sind sekundäre Ursachenkomplexe, die zunächst von so wenig eingreifender Bedeutung sind, daß sie noch innerhalb des Individuenkomplexes einer Art bald nach der männlichen oder weiblichen, bald nach der zwittrigen Erscheinungsform einen Ausschlag bringen können. Das ändert sich aber dann sehr bald, nicht nur im Bereiche der Angehörigen einer Art, sondern selbst in der Verbindung größerer und größter Systemeinheiten. Die Ursachenkomplexe schaffen feste Verhältnisse, nach der einen oder nach der anderen Seite hin, sie führen zu getrenntgeschlechtlichen oder zu zwittrigen Zuständen. Welcher Art diese Ursachen sind, in welcher Weise sie wirken, das steht zunächst für uns hier nicht zur Beantwortung, vorläufig interessieren uns nur die fertigen Ergebnisse. Gänzlich unerheblich ist für uns auch die Frage, ob der eine oder der andere Zustand der primäre wäre; von den beiden, von Anfang her bestehenden Möglichkeiten fällt die Entscheidung zugunsten dieser oder jener, nicht selten hart nebeneinander in nahe verwandten Gruppen. Das alles wird durch Einzelbetrachtung näher beleuchtet werden müssen.

Nach dem Gonochorismus hin ist die Entscheidung gefallen für die Hydrozoen und die Scyphomedusen unter den Coelenteraten, für die Nemertinen, polychaeten Anneliden, Nemathelminthen unter den Würmern, für die Rädertiere, für die Echinodermen, für die Chitonen, Prosobranchier, Lamellibranchiaten und Cephalopoden unter den Mollusken, für die Gliedertiere und für die Wirbeltiere. Aber wohl überall können wir noch Nachwirkungen jenes labilen Zustandes beobachten, wie wir ihn in so ausgesprochenem Maße bei Hydra und Korallentieren kennen gelernt haben, immer wieder tauchen kleinere oder größere Formenkreise auf, bei welchen die festgelegte Entwicklungsrichtung durchbrochen wird und von den beiden von vornherein gegebenen Möglichkeiten die andere, in diesem Fall die Zwitterorganisation gewählt wird. Dabei muß auch jetzt noch diese abweichende Wahl, auf spezifischen Ursachenkomplexen irgendwelcher Art beruhend, von vornherein ebenso primär aus Indifferenz heraus getroffen

angesehen werden wie die vorherrschende entgegengesetzte Gesamtentscheidung. Selbstverständlich ist es, daß dann, wenn wir nun von den sporadisch in die geschlossenen Zusammenhänge getrennt geschlechtlicher Formenkreise eingestreuten zwittrigen Vorkommnissen reden, daß dann es sich stets nur um morphologisch normale, um physiologisch normal wirkungsfähige Erscheinungen handeln kann, daß alles anormale, auf Entwicklungsstörungen irgendwelcher Art beruhende ausgeschaltet bleiben muß. Gleichgültig ist dabei der Umfang des Individuenkomplexes, auf den jene Erscheinungen sich beziehen, sie können auf einzelne Individuen beschränkt sein, sie können sich über Arten, Gattungen und selbst ganze Familien erstrecken. In niederen Formenkreisen treten sie häufiger auf, in höheren spärlicher, wie es aus der immer stärker werdenden Festlegung einmal eingeschlagener Entwicklungswege ohne weiteres verständlich erscheint.

Ausgesprochener Gonochorismus herrscht vor bei den Hydro- und Scyphomedusen. Erstere sind die Träger der Geschlechtlichkeit in den Generations-

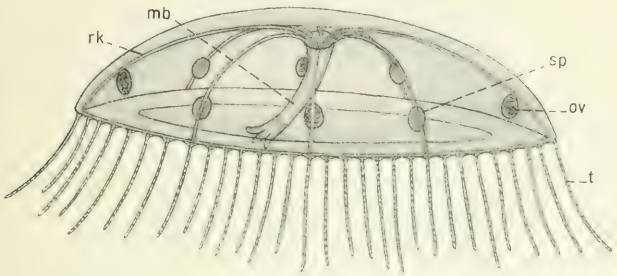


Fig. 40. Zwittrige Hydromeduse (Amphogona apsteini) in Seitenansicht. (Nach Browne[14].) mb Mundstiel, ov Ovarium, rk Radiärkanal, sp Spermarium, t Tentakel.

cyklen der Hydrozoen, sie sind ihrer weit überwiegenden Mehrzahl nach geschieden in männliche und weibliche Geschlechter. Nur vereinzelt findet sich Zwitterorganisation, so in sehr bezeichnender Form bei der Meduse Amphogona[14]. Schon der Name deutet auf ihre geschlechtliche Natur hin, die kugeligen bis ovalen Gonaden liegen in der Achtzahl, regelmäßig abwechselnd als Ovarien und Spermarien, auf der Unterfläche der Medusenglocke an den Radiärkanälen (Fig. 40). Aber wie sehr diese von der Regel abweichende geschlechtliche Konstitution auch hier nur Ausdruck eines noch bestehenden labilen Verhältnisses ist, das zeigt die Tatsache, daß unmittelbar neben diesen zwittrigen Formen auch getrenntgeschlechtliche gelegentlich zu finden sind[15]. Und ganz ebenso liegen die Verhältnisse in dem zweiten Fall zwittriger Hydromedusen, in der Familie der Cladonemiden, wo bei Eleutheria wie Cladonema sogar massenhaft neben Zwitterformen getrennte Geschlechter aufzutreten pflegen[16]. Wenn die Medusengeneration am Polypenstock seßhaft geworden ist, dann sind Abweich-

ungen von der normalen getrenntgeschlechtlichen Konstitution noch seltener. An den Stöcken von Tubularia mesembryanthemum kommen zu Zeiten, die dem Höhepunkt der geschlechtlichen Tätigkeit vorausgehen, in dem gleichen Gonophor Ei- und Samenzellen zur Ausbildung, zwittrige Gonophoren besitzen ferner Hydractinia humilis und Eudendrium simplex[17].

Ganz streng getrennten Geschlechtes ist ferner der Typus der Scyphomedusen. Zu den wenigen Ausnahmen gehört einmal die Gattung Chrysaora[18], wo die Zwittertiere gewöhnlich in ihrer Jugendzeit als Männchen, im mittleren Lebensalter als Hermaphroditen, im Alter als Weibchen zu fungieren scheinen, wo aber daneben wiederum auch zeitlebens reine Männchen und Weibchen vorzukommen scheinen. Dazu gehört als zweiter Fall die australische Pseudorhiza aurosa[19]. Hier nehmen die Ovarien von der typischen Form eines gefälteten hufeisenförmigen Bandes die Interradien des Magenraumes ein, wogegen die Spermarien als bald kürzere, bald längere Filamente sich unregelmäßig über Magenfläche, Schirmgefäße und Armrinnen verteilen, eine Anordnung der Gonaden, die übrigens im wesentlichen auch für Chrysaora Geltung hat.

Unter den Plattwürmern hat Gonochorismus die Oberhand gewonnen allein bei den Schnurwürmern oder Nemertinen. Aber noch keineswegs in reiner Form. Bei einer tropischen Landnemertine, bei der Gattung Geonemertes[20], schwankt die Geschlechterverteilung noch innerhalb der Gattung selbst, die einen Arten, wie agricola, palaeensis, arboricola, sind zwittrig, andere wie rodericana, australiensis sind getrennten Geschlechts. Zwittrig sind ferner Tetrastemma- und Stichostemma-Arten[21], Prosorochmus claparedi[22] und endlich die Gattungen Prosadenoporus[23] und Oerstedtia[24], wobei die männliche Vollreife der weiblichen vorausgehen kann, aber auch beiderlei Geschlechtsprodukte gleichzeitig an demselben Träger voll entwickelt sein können.

Sehr viel gefestigter wieder ist Gonochorismus bei den polychaeten Anneliden. Aber seine reinen Erscheinungsformen werden auch hier vielfach verwischt durch sporadischen Hermaphroditismus. Das kann sich zunächst abspielen innerhalb der Art. Ophryotrocha puerilis ist davon ein bezeichnendes Beispiel[25]. Normalerweise sind deren Geschlechter durchaus getrennt, die Männchen etwas kleiner und schlanker als die Weibchen; gar nicht so selten aber treten auch Zwitterformen auf, von wechselnder Konstitution, zumeist derart, daß die vorderen Segmente mehr männlicher, die hinteren mehr weiblicher Natur sind (Fig. 41). In ähnlicher Weise treten vereinzelt neben getrenntgeschlechtlichen Individuen Zwitter auf bei Nereis dumerilii[26], wohl auch bei Nereis diversicolor[27] und endlich noch bei der Serpulide Salmacina dysteri[28], wo zunächst reine Männchen und Weibchen vorzuherrschen scheinen, an vollreifen und vollerwachsenen Würmern aber ein hermaphroditischer Zustand die Oberhand gewinnt.

Sporadischer Hermaphroditismus kann innerhalb von Gattungen sich zeigen. Ein Beispiel ist Polygordius[29]. Die Mehrzahl der Arten (neapolitanus, lacteus) ist getrenntgeschlechtlich, eine einzige, triestinus, ist zwittrig und entwickelt nebeneinander in der Leibeshöhle Eier und Spermatozoen. Ausgesprochen

zwittrig ist dann die nahe verwandte Gattung Protodrilus[30], sie trägt in den Geschlechtssegmenten je ein Paar Ovarien und Spermarien.

Sporadischer Hermaphroditismus findet sich endlich innerhalb polychaeter Familien, die an sich durchaus getrenntgeschlechtlicher Konstitution sind; in der Familie der Nereiden nochmals bei Lycastes quadraticeps[31], die in ihrem Körper neben reifenden und reifen Spermatozoen zugleich die riesigen Eier entwickelt; in der Familie der Hesioniden bei Hesione und Tyrrhena[32], beide mit typischen Zwittergonaden; in der Familie der Sylliden bei Syllis corruscans[33], wo am Körper des Wurmes eine vordere dunklergefärbte eiertragende Region sich abhebt von einer hinteren orangerot gefärbten männlichen Region, wo aber dann späterhin unter der Einwirkung der in dieser Familie ja allgemein so überaus starken Tendenzen ungeschlechtlicher Vermehrung dieses hintere männliche Körperstück Selbständigkeit gewinnt, einen eigenen

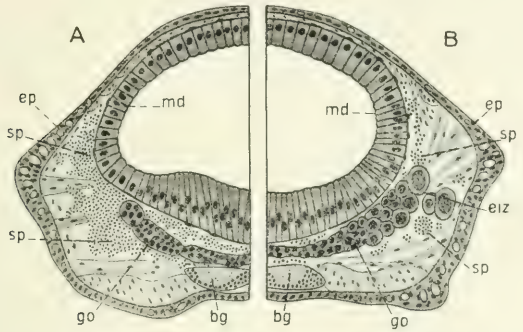


Fig. 41. Zwei Querschnittshälften eines zwittrigen Individuums von Ophryotrocha puerilis: A in vorwiegend männlichem, B in vorwiegend weiblichem Zustand. (Nach Korschelt[28].) bg Bauchganglien, eiz Eizellen, ep Körperepithel, go Gonade, md Mitteldarm, sp Spermatozoen.

Kopf mit mächtigen Augen entwickelt, sich ablöst und so sekundär über den Zwitterzustand hinweg wieder Trennung der Geschlechter herbeiführt. Am häufigsten ist Hermaphroditismus bei festsitzenden Röhrenwürmern. So sind beispielsweise in der an sich durchaus vorwiegend gonochoristischen Familie der Serpuliden[34] die Gattungen Spirorbis, Salmacina, Amphicora, Amphiglena ausgesprochen zwittrig, zumeist derart, daß die Ovarien in den vorderen, die Spermarien in den hinteren Abdominalsegmenten liegen (vergl. Fig. 578). Nur Sabella aus der gleichen Familie zeigt eine Zwittergonade[35].

Recht ähnlich den polychaeten Anneliden verhalten sich unter den Mollusken die gestrenntgeschlechtlichen Schnecken und Muscheln. Von ersteren sind durchaus getrennten Geschlechtes die Chitonen, eine Ausnahme bildet nur das zwittrige Trachydermon raymondi[36]. Getrennten Geschlechtes sind die Prosobranchier, doch tritt auch da sporadischer Hermaphroditismus als

Zeichen noch nicht völlig festgelegter geschlechtlicher Bestimmung innerhalb von Arten, Gattungen und Familien auf. Innerhalb der Art scheint dies bei Patella vulgata[37] der Fall zu sein, insofern manche Individuen derselben normal funktionierende Zwittergonaden in ihrem Körper tragen. Konstante Zwitterkonstitution zeigen dann innerhalb der Familie der Lamellariiden Marsenina und Onchidiopsis[38], zeigen ferner die den Neritiden näher stehenden Rhipidoglossen-Gattungen Cocculina, Bathysciadium und Lepetella[39], zeigt die mit Paludina verwandte Süßwasserschnecke Valvata[40], sie alle unmittelbar neben getrenntgeschlechtlichen Verwandten stehend. Zwitter finden sich unter den Calyptraeiden in Calyptraea selbst sowie in manchen Crepidula-Arten[41], als ausgeprägteste Zwitterformen erweisen sich endlich die der Familie der Eulimiden angehörigen Parasiten, die auf oder in Echinodermen schmarotzenden Gattungen Turtonia, Pelseneeria, Entosiphon, Enteroxenus und andere.

Das gleiche Bild wiederholt sich bei den Muscheln. Zunächst innerhalb der Art. Unsere Anodonta cygnea ist im allgemeinen getrennten Geschlechtes, doch finden sich einzelne Individuen oder gar ganze Individuenkomplexe, die zwittrig sind[42]; ähnliches gilt von amerikanischen Anodonta-Arten wie Anod. imbecillis[43], ähnliches von der Perlmuschel Indiens, wo die Ceylon-Muschel getrenntgeschlechtlich, die Perlmuschel des Festlandes zwittrig ist[44]. Das kann sich ausprägen innerhalb der Gattung. Die Mehrzahl der Ostrea-Arten ist getrenntgeschlechtlich, wie die portugiesische Auster (Ostrea angulata) und vor allem die amerikanische Auster (Ostrea virginiana), zwittrig ist dagegen die typische europäische Auster (Ostrea edulis)[45]. Innerhalb der Gattung Pecten sind die meisten Arten getrenntgeschlechtlich, aber wieder daneben Pecten glaber, nux, aequisulcatus, irradians und andere zwittrig[46]; und umgekehrt sind von Cardium nur wenige Arten getrenntgeschlechtlich, die meisten zwittrig[47]. Endlich sind auch neben den überaus zahlreichen getrenntgeschlechtlichen Gattungen und Familien der Muscheln ganze derartige Systemeinheiten zwittrig: das gilt für die Gattung Cyclas[48] sowie wohl für die ganze Familie der Cyreniden[49], das gilt für die Gattung Tridacna unter den Cardiaceen[50], für die Gattungen Vola und Amussium unter den Pectiniden[47], für Lasaea und Kellya unter den Lasaeiden[47], das gilt endlich für die in der Gesamtheit ihrer Vertreter zwittrigen Familien der Poromyiden[47] und der Anatinaceen (Anatina, Pandora, Aspergillum usw.[47]. Der Zwitterzustand selbst prägt sich bald in dem gleichzeitigen Auftreten selbständiger Ovarien und Spermarien aus, das ist der Fall bei Anatinaceen (Fig. 42) und Poromyiden, bald zeigt er sich in Form von Zwittergonaden, so bei Tridacna, Cyclas, Ostrea edulis.

Der Vollständigkeit der Aufzählung halber sei hier weiter genannt der Fall schwankender Geschlechterverteilung, wie er in einer Gruppe wurmverwandter Geschöpfe, bei den entoprocten Bryozoen, sich findet. Von der Gattung Loxosoma ist annelidicola getrenntgeschlechtlich, davenporti zwittrig[51].

Sehr stark gefestigt erscheint der Gonochorismus bei der Mehrzahl der Echinodermen. Unter den Echiniden wüßte ich keine Ausnahme zu nennen, unter den Asteriden sind die Fälle schwankender Festlegung selten. Zwittrige

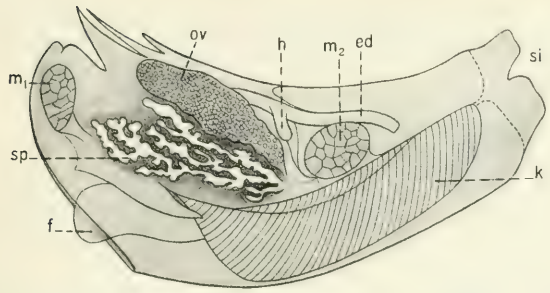


Fig. 42. Zwitterorganisation einer Anatinacee (Pandora elongata), in Seitenansicht. (Nach PELSENEER[45].) ed Enddarm, f Fuß, h Herz, k Kiemen, $m_{1,2}$ vorderer und hinterer Schließmuskel, ov Ovarium, sp Spermarium, si Siphonen.

Tiere sind von Asterias, vor allem von Asterias glacialis bekannt[52], sie enthalten zumeist eine Zwittergonade und vermögen ganz zweifellos unter einfacher Entleerung der Eier und Spermatozoen in das Wasser als normale zwittrige Geschlechtstiere zu funktionieren. Stärker prägt sich solches Zwittertum bei einem anderen Seestern aus, bei Asterina gibbosa[53]. Bei der Neapler Lokalvarietät ist jede Regelmäßigkeit in der Verteilung der Geschlechter geschwunden, da findet man reine Männchen und reine Weibchen zwischen zwittrigen Individuen aller Abstufungen bunt gemischt, wogegen andere Lokalrassen (wie die von Roscoff und Banyuls) ein in seinem Ablauf geregeltes proterandrisches Zwittertum aufweisen. Und reinstes Zwittertum hat sich schließlich herausgebildet bei einem einzigen Schlangenstern, bei der Amphiura squamata[54]. Die Gonaden münden da, wie bei allen Schlangensternen, nicht frei nach außen, sondern zunächst in dünnwandige, von Flimmerepithel ausgekleidete häutige Säcke, die von der Wurzel

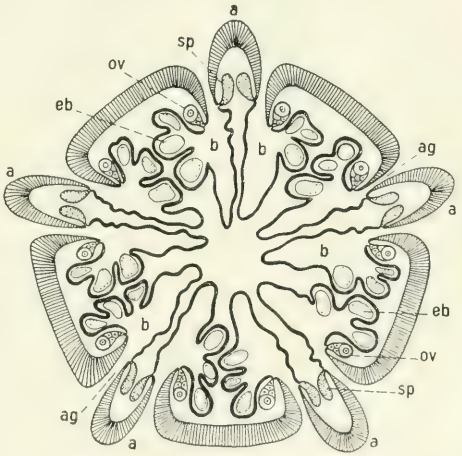


Fig. 43. Schematische Darstellung des zwittrigen Genitalapparates von Amphiura squamata, im Frontalschnitt durch die Körperscheibe. (Nach RUSSO[54].) a Ansatzstellen der Arme, ag Mündungen der Bursaltaschen nach außen, b Bursaltaschen, eb Embryonen, ov Ovarien, sp Spermarien.

der Arme aus sich tief in das Innere der Körperscheibe hinein erstrecken und als Atmungsorgane fungieren, in die sog. Bursaltaschen. Zehn solcher Taschen sind vorhanden und jede derselben trägt an ihrer Wandung ein Paar der birnförmig gestalteten kleinen Gonaden, je ein Spermarium an der radialen, ein Ovarium an der interradialen Wandseite (Fig. 43).

Dem Verhalten der polychaeten Anneliden, der Vorderkiemer und Muscheln ähnliches zeigen allein die Holothurien. Zwar die Gruppe der Aspidochiroten[55] weist nur einen einzigen Zwitter in einem Vertreter der Familie der Holothuriiden selbst auf, in Mesothuria intestinalis; bei den Dendrochiroten[56] sind solche schon häufiger, in Cucumaria laevigata und crocea, beide gegenüber durchaus getrenntgeschlechtlichen anderen Gattungsangehörigen, in Ocnus javanicus, in Pseudopsolus macquariensis; und unter den Synaptiden[57] endlich sind die beiden Gattungen Anapta und Synapta in allen ihren Arten völlig zwittrig. Von der Gattung Chiridota wird eine ganze Reihe von Arten als getrenntgeschlechtlich angegeben[58], andere sollen zwittrig sein.

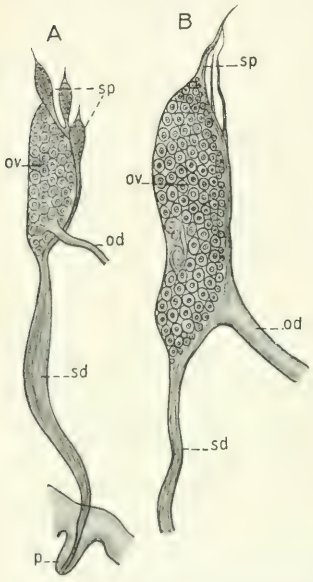


Fig. 44. Halbseitiger zwittriger Genitalapparat einer jüngeren (A) und einer älteren (B) Cymothoa oestroides. (Nach Mayer[60].) od Eileiter, ov Ovarium, p Penis, sd Samenleiter, sp Spermarium.

Gonochorismus erhält seine schärfste Ausprägung bei Gliedertieren und Wirbeltieren, hier herrscht er in so überwältigendem Maße vor, daß Zwittertum nur noch als wirklicher Ausnahmezustand auftritt, häufig sogar nur noch in rudimentärer Form sich durchzusetzen vermag. Die echten Vollzwitter, die unter den Gliedertieren sich finden, sind leicht aufgezählt. Eine einzige größere Systemeinheit ist in der Mehrzahl ihrer Vertreter hermaphroditisch, es ist das die Krebstierordnung der Cirripedien oder Rankenfüßer, über deren sexuelle Konstitution gegen das Ende dieses Kapitels (vergl. S. 67ff.) noch besonders zu sprechen nötig sein wird. Zahlreicher vertreten sind Zwitterformen ferner innerhalb einer zweiten Gruppe von Krebstieren, innerhalb der Ordnung der Isopoden. Es sind ausschließlich zum Parasitismus übergegangene Angehörige dieser Krebstierordnung, welche Neigung zum Hermaphroditismus aufweisen. In ihrer Gesamtheit zwittrig sind die an anderen Krebsen schmarotzenden Liriopsiden und Hemionisciden[59], von denen wir gleichfalls später in einem anderen Zusammenhange noch weiteres erfahren werden (vergl. 5. Kapitel, S. 92), zwittrig sind ferner die als Ektoparasiten an Fischen lebenden Gattungen

Cymothoa, Anilocra und Nerocila[60]. Letztere weisen Zwittergonaden mit räumlich gesonderter Verteilung der Geschlechtsprodukte und mit Leitungswegen beider Geschlechter auf (Fig. 44). Jede der paarigen Gonaden ist der Anlage nach vierzipflig, drei der Zipfel entwickeln sich zu Spermarien, die in einen gemeinsamen Samenleiter überführen, einer wird zum Ovarium, dem ein selbstständiger Eileiter entspricht. Männliche Reife geht der weiblichen voraus.

Was außerdem noch an normal sich betätigenden Vollzwittern unter Gliedertieren vorhanden ist, bildet ganz isolierte Einzelvorkommnisse. Da ist zunächst zu nennen ein zehnfüßiger Krebs, die Lysmata seticaudata, eine der häufigsten Krevetten des Mittelmeeres[61]. Deren platte, im Umriß birnförmige Zwitter-

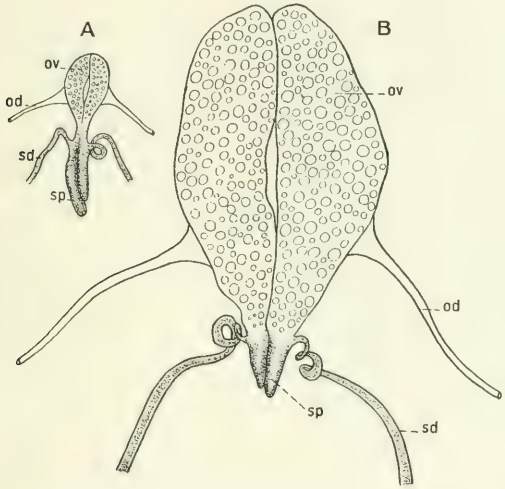


Fig. 45. Zwittriger Genitalapparat der Lysmata seticaudata: A im Stadium vorherrschend männlicher, B im ebensolchen weiblicher Reife. (Nach Spitschakoff[61].) od Eileiter, ov Ovarium, sd Samenleiter, sp Spermarium.

gonade enthält in ihrem vorderen verbreiterten Teil die weiblichen Geschlechtszellen, in ihrem hinteren verengten Abschnitt die männlichen (Fig. 45). Entsprechende Ableitungswege stellen die gleichzeitig nebeneinander entwickelten männlichen Samenleiter und weiblichen Eileiter dar. Der räumlichen Sonderung der Geschlechtsprodukte entspricht auch hier eine gewisse zeitliche, insofern auf jüngeren Altersstadien die Produktion der Samenzellen, auf späteren eine solche von Eiern vorherrscht. Und da ist zweitens zu nennen ein Insekt, eine flügellose Fliege, die Termitoxenia, die in Termitennestern als Gast lebt[62]. Von ihrem Äußeren werden wir später noch einiges hören (vergl. 5. Kapitel, S. 90, Fig. 75), innerlich weist sie einen vollentwickelten zwittrigen Genitalapparat

mit Ovarien und Spermarien auf. Wiederum geht die männliche Reife der weiblichen voraus, ohne daß indessen der Hodenschlauch zur Zeit der weiblichen Vollreife seine samenbereitende Tätigkeit aufgäbe. Als ein gekrümmter Schlauch sitzt er dann der Vagina dorsalwärts auf, welche ebenso wie der gesamte übrige weibliche Genitalapparat ihm gegenüber außerordentlich an Umfang zugenommen hat (Fig. 46).

Die gleiche Zwitterorganisation zeigt aber dann Hemmungen, vermag nicht mehr die gleichwertige Betätigung beider Geschlechter zu erzielen. Bei manchen Isopoden, wie Cirolana und Conilera[63], tragen bei den Weibchen die

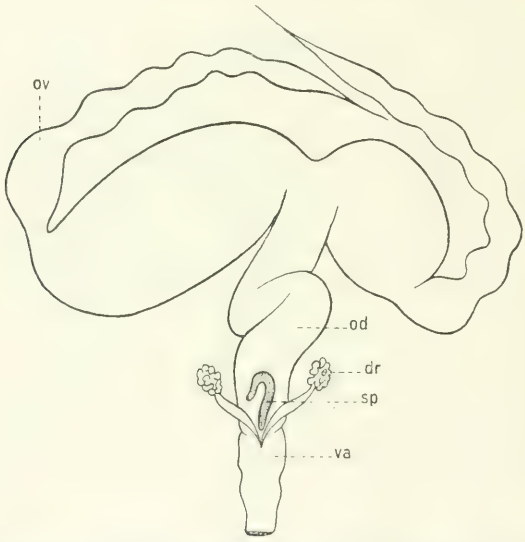


Fig. 46. Genitalapparat von Termitoxenia assmuthi, auf dem Stadium der weiblichen Vollreife. (Nach Assmuth[62].) dr weibliche Anhangsdrüse, od Ovidukt, ov Ovarialröhre, sp Spermarium, va Vagina.

Ovarien am Vorderende bläschenförmige Rudimente von Spermarien, ziehen sich dieselben Ovarien am Hinterende in einen langen Faden, den rudimentären Samenleiter, aus. Und wieder bei einer anderen Form, bei Sphaeroma rugicaudata[64], treten an den plattenförmigen Ovarien der Weibchen die gleichen drei zipfelförmigen Fortsätze auf, wie wir sie eben erst von Cymothoa beschrieben haben, aber sie bleiben hier ganz schmächtig und produzieren nie mehr Samenfäden. Die Männchen eines zehnfüßigen Krebses, der Gebia major[65], tragen in ihrem Innern eine deutlich als solche erkennbare Zwittergonade, deren paarige Schläuche in ihrem vorderen schmäleren Abschnitt Spermarien, in ihrem hinteren

Ovarien vorstellen (Fig. 47). Ihre Träger sind äußerlich reine Männchen, üben nur die Funktion eines solchen aus und können das nur tun, da wohl männliche, aber keine weiblichen Ausführgänge vorhanden sind. Die Eier können also nie entleert werden, sie atrophieren schließlich. Die weiblichen Tiere von Gebia besitzen dagegen eine rein weibliche Organisation ohne Spuren männlicher Beimischung. Und endlich zeigt uns ganz entsprechendes wiederum ein Insekt. Die Männchen eines Plecopteren, der Perla marginata[66], lassen eine ganz typische Zwitterorganisation erkennen, insofern den aus drei bis vier Reihen nebeneinander gestellter Hodenbläschen aufgebauten Spermarien nach vorn ein wirrer Haufen von Ovarialschläuchen aufsitzt (Fig. 48). Diese letzteren besitzen völlig normalen Bau, nur sind sie weniger stark entwickelt als es im normalen weiblichen Körper der Fall ist und vor allem gelangen die Eier ihres Inneren nie zu voller Reife. Dagegen weisen auch die Weibchen von Perla marginata in nichts auf eine etwaige Zwitterorganisation hin, sie sind in allem reinste Weibchen.

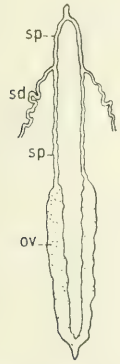


Fig. 47. Männlicher Genitalapparat von Gebia major. (Nach Ishikawa[66].) ov Ovarium, sd Samenleiter, sp Spermarium.

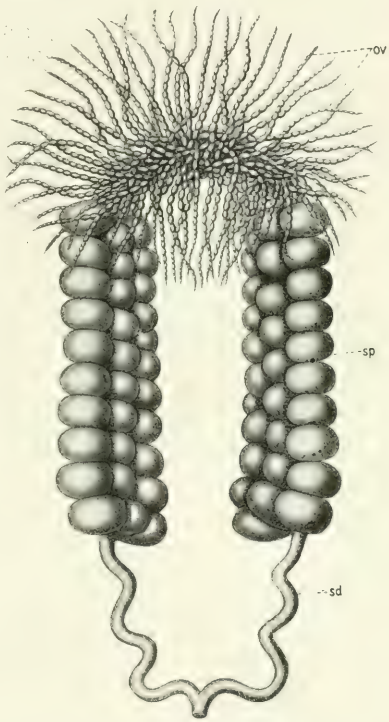


Fig. 48. Innerer Genitalapparat eines Männchens von Perla marginata, auf jugendlichem Entwicklungsstadium. (Nach Schoenemund[66].) ov Ovarialschläuche, sd Samenleiter, sp Spermarium.

Eine letzte Stufe erhält Zwitterorganisation nur noch als wahrhaft rudimentären Zustand. Zweifelhaft muß bleiben, welche Bedeutung dem gelegent-

lichen Auftreten zwittriger Gonaden bei den Apodiden, bei Apus und Lepidurus, zukommt[67], einem unzweifelhaften rudimentären Zwittertum begegnen wir dagegen bei einem Amphipoden, bei der Orchestia deshayesii[68]. In den Endzipfeln der bereits in lebhafter Spermabildung begriffenen Hodenschläuche junger Männchen zeigen sich da konstant lockere Anhäufungen von Eizellen (Fig. 49), die sich aber freilich später, ohne daß sie je zur vollen Reife oder gar zur Ablage kommen, so sehr zurückbilden, daß sie bei erwachsenen Männchen nur noch ganz seltene Erscheinungen darstellen. Das gelegentliche Auftreten von Eizellen in den Spermarien männlicher Individuen des Flußkrebses[69] und des Hummers[70] mag vielleicht schon dem Gebiet anormaler Zwitterbildungen zugewiesen werden, kaum darf das aber geschehen, für die eigenartigen Verhältnisse, wie sie uns die Arachnoidengruppe der Phalangiden bietet[71]. Da können sich in den schlauchförmigen Spermarien der Männchen zunächst nur vereinzelte Eizellen finden, es können dieselben so zahlreich werden, daß sie in

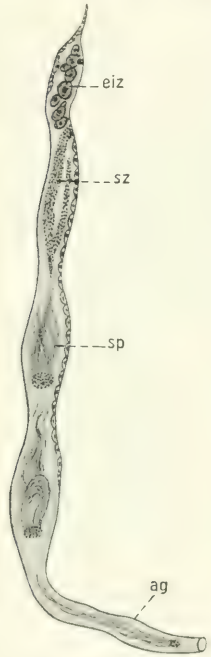


Fig. 49. Spermarienschlauch einer jugendlichen Orchestia deshayesii. (Nach Della Valle[68].) ag Ausführgang des Hodens, eiz Region der Eizellen, sp Samenfäden, sz deren Bildungszone.

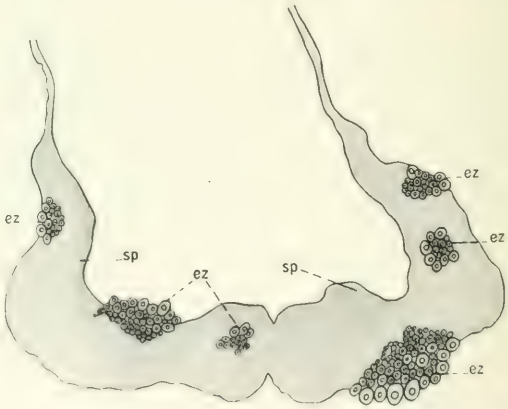


Fig. 50. Spermarien von Phalangium cornutum mit eingestreuten Gruppen von Eizellen. (Nach Blanc[71].) ez Eizellen, sp Spermarien.

Gruppen zusammengeschlossen über die Hodenoberfläche sich vorwölben (Fig. 50), daß sie schließlich ansehnliche Partien derselben überziehen oder gar vereinzelt, wie bei Phalangium cornutum, den größeren Teil des Hodens in ein Ovarium umwandeln. Es sind diese Erscheinungen so häufig und konstant — sie mögen immerhin in einigen Prozenten aller Männchen nachweisbar sein —, daß sie ganz offenbar noch letzte Anzeichen schwankender Geschlechterverteilung

sind, praktisch sind sie bedeutungslos, da der im übrigen rein männliche Träger dieser Eizellen für deren Verwendung, etwa für eine Eiablage, gänzlich ungeeignet ist. Es stehen die Phalangiden unter den Spinnentieren in diesem Verhalten nicht völlig vereinzelt da, bei manchen Milben scheint ähnliches vorzukommen; bei Trombidium holosericeum hat sich das Auftreten von Eizellen zwischen den Samenmutterzellen der Spermarien als konstanter Befund erwiesen[72]. Und nochmals können wir endlich eine Parallele bei Insekten hinzufügen, bei den Schaben, insbesondere bei Phyllodromia, kommt es im Bereich der männlichen Gonadenanlage zur Ausbildung rudimentärer Eiröhren, die sich vereinzelt sogar bis zum geschlechtsreifen Alter erhalten können[73].

Das alles wiederholt sich noch ein letztes Mal bei niederen Wirbeltieren. Zunächst finden sich normaltätige zwittrige Fische als ganz isolierte Vorkommnisse in der ungeheuren Überzahl der getrenntgeschlechtlichen Verwandten. Da ist unter den Cyclostomen oder Rundmäulern die rein zwittrige Gattung Myxine zu nennen[74] — schon der nächstverwandte Angehörige der gleichen Untergruppe, Bdellostoma, ist getrenntgeschlechtlich. Da sind unter den Knochenfischen

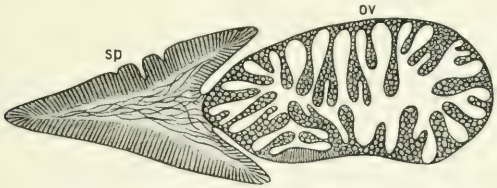


Fig. 51. Schnitt durch die zwittrige Geschlechtsdrüse einer Meerbrasse (Box salpa). (Nach Mac Leod[76].) ov Ovarium, sp Spermarium.

anzuführen die Zackenbarsche der Gattung Serranus[75]. Ihre Zwitterorganisation ist eine vollständige, neben zwei durch einen gemeinsamen Eileiter ausmündenden Ovarialschläuchen findet man ein guirlandenartiges Hodenband, dessen unpaarer Ausführgang sich selbständig in den Endabschnitt des Harnleiters öffnet. Diese Fische vermögen also vollkommen die Funktion beider Geschlechter zu erfüllen und man hat beobachten können, wie ein solcher Serranus zunächst ein Paket Eier ausstieß und unmittelbar hinterher eine Wolke von Sperma ergoß, also typischste Selbstbefruchtung vollzog. Direkt häufig sind Zwitterfische in der nahe verwandten Familie der Meerbrassen, der Spariden, in Formen wie Chrysophrys aurata, Pagellus mormyrus, Box salpa, Charax puntazzo[76]. Auch da liegen jederseits wohl geschieden nebeneinander Ovarien und Spermarien (Fig. 51) und auch da sind die Ausführwege zum mindesten durch eine bindegewebige Scheidewand gegeneinander abgegrenzt. Andere Spariden sind getrenntgeschlechtlich, aber bei ihnen kann der offenbar in dieser Familie herrschende Zustand schwankender Geschlechterverteilung sich noch offenbaren im Bereiche der Artgenossen selbst. Bei Sargus salviani und annularis erscheinen neben reinen

Männchen und Weibchen echte Zwitter, deren Gonaden in den verschiedensten Abstufungen zur einen Hälfte Eizellen, zur anderen Samenzellen hervorbringen[77].

Und das führt uns über zur rudimentären Stufe des Hermaphroditismus, auch hier an den Fischen erkennbar als Begleiterscheinung übermächtiger gonochoristischer Festlegung. Jugendliche Knochenfischmännchen, beispielsweise solche von Salmo salar, bringen im vorderen Abschnitt der Genitaldrüse Eizellen zur Ausbildung[78], und das kann dann bis ins Alter sich als konstanter Zustand erhalten bei Formen ganz verschiedener systematischer Stellung, bei Smaris alcedo und vulgaris, bei Ophidium barbatum, Centrolophus pompilius, wo überall inmitten der voll entwickelten Spermarien Haufen von Eiern zur Entwicklung gelangen können[79]. Und vielleicht ist es in diesem Zusammenhange nicht ohne Bedeutung, daß gerade unter den Knochenfischen Fälle anormaler Zwitterbildungen des öfteren zu verzeichnen sind; solche sind bekannt aus den Familien der Clupeiden, Cypriniden, Esociden, Gadiden, Labriden, Perciden, Pleuronectiden und anderen, sie sind bei manchen, wie beispielsweise bei Gadus-Arten, zu fast häufigen Erscheinungen geworden[80].

Ein solches rudimentäres Zwittertum offenbart sich aufs deutlichste noch ein zweites Mal bei Wirbeltieren, bei den schwanzlosen Amphibien, bei Fröschen und Kröten[81]. Da weiß man seit langem schon, daß bei jungen Fröschen neben den regelrecht durch den Besitz männlicher oder weiblicher Gonaden geschlechtsbestimmten Individuen andere auftreten, deren Gonaden ein eigenartig indifferentes Aussehen bewahren. Als intermediäre Formen hat man sie bezeichnet. Während die Geschlechtsdrüsen junger Männchen von Rana temporaria sich als gedrungene ovale Spermarien, diejenigen der jungen Weibchen sich als krausenartig gefaltete Ovarien darstellen, erscheinen die Gonaden solcher intermediären Formen als langgestreckte schmale, durch leichte Anschwellungen ausgezeichnete Bänder. Zahlenmäßig verteilen sich die verschiedenartigen Individuen bei Rana temporaria derart, daß bei zehn Monate alten Tieren (von der Metamorphose an gerechnet) neben 55% Weibchen und 21% Männchen 24% intermediäre Formen festzustellen waren. Später aber ändert sich das Verhältnis dann derart, daß bei fast gleichbleibender Weibchenzahl die männlichen Individuen ständig zunehmen, die intermediären Formen dagegen abnehmen, bis dann nach zweiundzwanzig Monaten neben 52% Weibchen und 48% Männchen gar keine intermediären Formen mehr vorhanden sind. Es sind also offenbar aus den intermediären Formen nachträglich männliche Tiere hervorgegangen. Histologisches Studium offenbart uns die wahre Natur dieser Vorgänge. Die intermediären Gonaden enthalten zunächst neben normalem Ovarialgewebe indifferentes Zellenmaterial embryonalen Charakters, und dieses letztere Material wandelt sich in stetig zunehmendem Umfang in Hodengewebe um, während die Eizellen gleichzeitig degenerieren (Fig. 52) und schließlich ganz schwinden. Die intermediäre Gonade ist also ganz offenbar eine Zwittergonade, das ergibt sich nicht nur aus dem gleichzeitigen Auftreten männlichen und weiblichen Keimgewebes, das ergibt sich des weiteren aus der männlicher und weiblicher Entwicklungstendenz gleich geneigten Natur der jugendlichen Geschlechtszellen,

da diese gelegentlich an Stelle der zumeist später die Oberhand gewinnenden männlichen Tendenz auch nach der weiblichen Seite hin zur Weiterentwicklung schreiten können und dann letzten Endes eine weibliche Geschlechtsdrüse liefern. Und somit steht am Anfang der Geschlechterentwicklung der Frösche zunächst die Entscheidung, ob Trennung der Geschlechter oder Zwittertum. Es fällt diese Entscheidung zugunsten des Gonochorismus, erwachsene Zwittertiere als normal funktionierende Geschlechtstiere gibt es nicht. Und nur in einer bestimmten frühen Entwicklungsperiode ist noch diese Spur schwankender Entscheidung übrig geblieben, auch da nicht überall gleich stark, da solches rudimentäres Zwittertum bei Rana esculenta bald nur spärlich sich zeigen kann, bald für gesamte Kulturen, ja für Individuenkomplexe ganzer Gegenden konstant sein kann. An erwachsenen Tieren zeigen sich schwache Nachklänge dieser früheren Zwitterzustände nur ganz vereinzelt, bei Fröschen — wie übrigens auch bei Salamandern — sind gelegentlich noch Eizellen eingelagert in das Keimgewebe des Hodens gefunden worden[82].

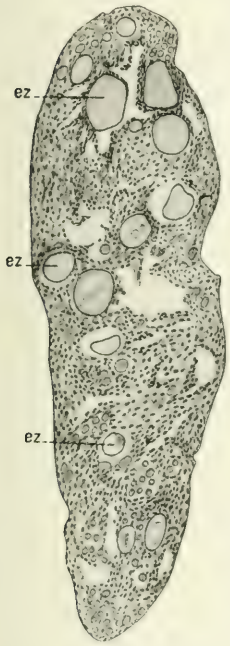


Fig. 52. Schnitt durch eine intermediäre Geschlechtsdrüse von Rana temporaria. (Nach Schmitt-Marcel[81].) ez in Hodengewebe eingelagerte Eizellen.

Solche Nachklänge unbestimmter Geschlechterverteilung offenbaren sich eindringlicher im Altern zustand nur bei einer einzigen Amphibiengattung, bei Kröten der Gattung Bufo. Da ist seit langer Zeit bekannt das sog. Biddersche Organ[83], das als rundliches, scheibenförmiges, wohl auch unregelmäßiger gestaltetes, in seinem Umfange jahreszeitlichen Schwankungen unterworfenes Gebilde beiderseits unmittelbar dem vorderen Ende der normalen Gonade seines Trägers angelagert ist (Fig. 53). Sein Inneres ist erfüllt von Bindesubstanz und einem Keimgewebe, das vorwiegend weiblich ist, jedoch auch reifende und reife Samenzellen enthalten kann. Auf jugendlichen Entwicklungsstadien, die im Aufbau vielfach an die intermediären Keimdrüsen der Frösche erinnern, ist die Abgrenzung des Organs gegen die eigentliche Gonade noch durchaus unbestimmt und können, wenn es sich bei seinem Träger um ein Individuum späterer männlicher Bestimmung handelt, an der Berührungsstelle Spermatogonien und Oogonien bunt gemischt neben und zwischen einander liegen. Nachher

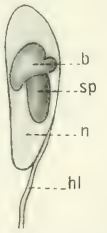


Fig. 53. Biddersches Organ einer männlichen Bufo vulgaris. (Nach Knappe[83].) b Biddersches Organ, hl Harnsamenleiter, n Niere, sp Spermarium.

freilich setzt dann eine scharfe Absonderung ein und der im besonderen festgelegte Gonochorismus der Amphibien tritt auch bei Bufo in sein Recht. Nur ein Rudiment bleibt in diesem Bidderschen Organ als Zeichen ehemaliger schwankender Geschlechterverteilung erhalten, in beiden Geschlechtern bei Bufo vulgaris, zum wenigsten im männlichen bei Bufo lentiginosus.

Wo bisher Zwittertum und Getrenntgeschlechtlichkeit nebeneinander bei der gleichen Tierart sich zeigten, da war überall das Kennzeichnende eine nicht bestimmt zu fassende Regellosigkeit. Es kann aber diese Regellosigkeit gelegentlich zur fest fixierten Gesetzmäßigkeit führen. Es können in dem Lebenslauf ein und derselben Tierart Zwittertum und Getrenntgeschlechtlichkeit in regelmäßigem Wechsel sich ablösen, beide Zustände ordnen sich zusammen in Form eines Generationswechsels, einer Heterogonie. Wir kennen solches nur von Nematoden, zunächst von den in der Lunge von Amphibien, Reptilien und Vögeln schmarotzenden Angiostomum-Arten[84]. Typisches Beispiel sei das in der Lunge des Frosches lebende Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum. Der Parasit ist zwittrig mit vorausgehender männlicher Reife. Die von ihm erzeugten kleinen Würmchen gelangen zunächst in den Schlund des Frosches, durchwandern dessen ganzen Darm von vorn bis hinten und gewinnen durch die Kloake hindurch das Freie. Hier entwickeln sich in feuchter Erde die klein und schmächtig bleibenden Würmchen zu geschlechtsreifen Männchen oder Weibchen, begatten sich und erzeugen einige wenige Junge. Letztere wandern in einen Frosch ein und werden hier wieder zu der viel größeren zwittrigen Form. Und so lösen sich in regelmäßigem Wechsel ab parasitische zwittrige und freilebende getrenntgeschlechtliche (sog. Rhabditis-) Generation.

Ein zweiter Fall dieser Art ist das in der Leibeshöhle des Fichtenrüsselkäfers, Hylobius pini, schmarotzende Allantonema pini[85]. Der Parasit entwickelt eine durchaus zwittrige Konstitution mit vorausgehender männlicher Reife, seine Jungen werden im Freien zu getrenntgeschlechtlichen männlichen und weiblichen Rhabditisformen und liefern als solche in ihren Nachkommen von neuem die in Käferlarven einwandernde parasitische Zwittergeneration. Ähnliches scheint bei dem in der Leibeshöhle eines anderen Käfers, des Aphodius fimetarius, lebenden Bradynema rigidum vorzuliegen[86], doch kann dessen Entwicklungsgang noch nicht als voll aufgeklärt gelten.

Es geht sicherlich nicht an, in diesen als Heterogonie festgelegten Zuständen noch irgendwie Anzeichen labiler Geschlechterverteilung zu erblicken. Es fehlt ja diesen gesetzmäßigen Erscheinungen grade das Charakteristische unsicheren Schwankens. Es zeigt sich hier nur in einer anderen eindringlichen Form, wie dem Gametocytenträger stets die Fähigkeit erhalten bleibt, je nach Umständen — hier solchen der äußeren Lebensform — sich für die Annahme des einen oder des anderen Zustandes zu entscheiden.

Sehr viel kürzer behandeln lassen sich die geschlossenen Formenkreise, in denen Zwittertum zur herrschenden Eigenschaft geworden ist. Das sind zunächst die höchststehenden Coelenteratentypen, die Rippenquallen (Ctenophoren), das sind die in der Rangstufe tierischer Organisationshöhe sich unmittel-

bar nach oben hin anschließenden echten Plattwürmer, die Ordnungen der Strudelwürmer (Turbellarien), der Saugwürmer (Trematoden) und der Bandwürmer (Cestoden), das sind weiter von Ringelwürmern alle Regenwürmer (Oligochaeten) und alle Blutegel (Hirudineen). Von wurmverwandten, isolierten Gruppen sind zwittrig die Pfeilwürmer (Chaetognathen), die Gattung Phoronis, die ectoprocten Bryozoen. Zwittrig sind ferner unter den Mollusken die primitiven Neomenien, von Schnecken alle Hinterkiemer (Opisthobranchier) und alle Lungenschnecken (Pulmonaten), zwittrig sind endlich die Manteltiere (Tunicaten).

Mit dieser Aufzählung ist aber eigentlich auch schon alles gesagt. Irgendein Schwanken, nunmehr natürlich nach der Seite des Gonochorismus hin, findet hier so gut wie niemals statt. Ausnahmen davon sind mir — wenn ich von einigen, sehr bald (S. 64) in einem etwas anderen Zusammenhange zu besprechenden Manteltieren absehe — eigentlich nur bei ectoprocten Bryozoen bekannt, wo einige Arten (Cylindroecium dilatatum, Lepralia martyi, Crisia-Arten) inmitten ihrer zwittrigen Verwandten gonochoristisch zu sein scheinen[87]. Im übrigen aber ist die Festlegung des zwittrigen Zustandes stets eine vollständige. Dieser Unterschied zwischen gonochoristischer und hermaphroditischer Bestimmung mag darauf zurückzuführen sein, daß bei ersterer die unter allen Umständen am Gametocytenträger stets vorhandene potentielle Fähigkeit der Erzeugung beider Gametocytenformen sich gelegentlich durchsetzen kann, auch im Gegensatz zu bereits bestimmt festgelegten Entwicklungsbahnen, wogegen bei zwittriger Bestimmung alle vorhandenen, männlichen und weiblichen Entwicklungsmöglichkeiten bereits ihre Erfüllung gefunden haben, ein Schwanken also gewissermaßen nur noch nach der negativen, nicht mehr nach der positiven Seite hin erfolgen könnte. Positives Schwanken wird aber unterstützt und erleichtert durch drängende, nicht zur Befriedigung gelangte Entwicklungsbestrebungen, negatives Schwanken bedarf der Mitwirkung besonderer Kräfte zur Beseitigung von bereits vorhandenen und in ihrer Existenz erstarkten Eigenschaften.

Unsere gesamte bisherige Betrachtungsweise ging grundsätzlich darauf aus, getrenntgeschlechtlichen und zwittrigen Zustand als zwei durchaus gleichwertige Zustände anzusehen, die nicht auseinander im Verhältnis von Primär und Sekundär abzuleiten wären, sondern die eben nur die Erfüllung zweier vorhandener Möglichkeiten darstellten. Dieser eigentlich so nahe liegende Standpunkt, von uns gewonnen und sich als etwas fast Selbstverständliches ergebend aus der primitiven Indifferenz niederer Gametocytenträger, ist merkwürdig selten bisher vertreten worden, trotz einer mehr als reichlichen literarischen Diskussion aller dieser Fragen. Ich wüßte fast nur Maupas[88] zu nennen, der auf Grund seiner spezielleren Studien an zwittrigen Nematoden zu ähnlichen Anschauungen gelangt ist, und durch die Annahme einer mehr oder weniger schwankenden sexuellen Konstitution bestimmter Tiergruppen sowie durch die Ausschaltung primärer und sekundärer Zustandsbegriffe den gleichen Standpunkt gewinnt, wie ich ihn hier vertrete. Wir haben uns durch diese

Stellungnahme eine Fülle von Erörterungen erspart, von Erörterungen, die in der Literatur bis zum Überdruß durch alle nur möglichen Gründe und Mutmaßungen zu erweisen suchen, welcher Zustand für den jeweiligen Fall der primäre und welcher der sekundäre wäre[89]. Übereinstimmung ist nirgends erzielt worden und kann nach der Art der Fragestellung zumeist auch gar nicht erzielt werden. Aber doch nur „zumeist" nicht, auch für uns gibt es einige, allerdings nur ganz wenige Fälle, wo tatsächlich eine wirkliche Abhängigkeit beider Zustände voneinander besteht, wo der Zustand, den wir jetzt vor uns sehen, über den anderen hinweggegangen ist, wo, klar heraus gesagt, Gonochorismus aus ursprünglich bereits einmal voll ausgeprägtem Hermaphroditismus sich herausgebildet hat, und umgekehrt.

Da kann zunächst also fixiertes Zwittertum sich wandeln zur Getrenntgeschlechtlichkeit. Ganz einwandfreie Fälle dieser Art liefern uns die Plattwürmer, die typischsten Zwitterorganismen. Da findet sich zunächst unter den Strudelwürmern ein getrenntgeschlechtlicher mariner Triclade in der Sabussowia dioica[90]. Selbst äußerlich lassen sich schon die helleren gelblichbraunen Männchen von den dunkler braun gefärbten Weibchen unterscheiden, ihre innere Organisation ist dann männlich oder weiblich, doch nicht derart rein, daß sie nicht noch Spuren der ursprünglichen Zwittrigkeit in sich trüge. Bei den Männchen deutet noch eine rudimentäre weibliche Samentasche, bei den Weibchen noch eine, freilich leere Penistasche auf die ehemalige Zwitterorganisation hin. Wie es mit dem zu den rhabdocoelen Turbellarien gehörigen Microstoma lineare steht, ist noch nicht klar zu entscheiden; die älteren Angaben[91] lassen es teils zwittrig, teils gonochoristisch sein, neuere Beobachtungen[92] haben nur reine Männchen und reine Weibchen feststellen können.

Weitere Fälle dieser Art enthalten die parasitischen Trematoden. Ganz eindeutig ist der Fall der Didymozoen[93], die als Schmarotzer, in eine Cyste eingeschlossen, am Kiemenapparat von Meeresfischen leben. In einer ersten Form, dem Didymozoon scombri aus der Makrele, haben wir noch einen typisch zwittrigen Trematoden vor uns. Das gilt schon nicht mehr für eine zweite Form, für das in der Kiemenhöhle des Adlerfisches (Sciaena aquila) lebende Nematobothrium filarina. Von ihm sind stets zwei Individuen in eine gemeinsame Cyste eingeschlossen, beide merklich unterschieden durch ihren Körperumfang sowie durch die Fähigkeit der Eierproduktion. Das dickere Individuum enthält zahlreiche Eier von gelber Farbe, bei dem schmächtigeren Genossen treten die Eier an Zahl sehr zurück und bleiben völlig farblos, sind also normaler Entwicklung nicht mehr fähig. Es fungiert mithin physiologisch das eine Individuum als Weibchen, das andere als Männchen, obwohl sie beide morphologisch noch Zwitter sind*). Damit ist der erste Schritt zum Gonochorismus hin getan, ein

*) Eine Vorstufe zu diesem Verhalten, ein Zustand eben erst beginnender Geschlechtertrennung, ist neuerdings [93a] von einem anderen Trematoden, dem in der Haut von Sperlingsvögeln parasitierenden und gleichfalls paarweise in Cysten eingeschlossenen Collyricium faba beschrieben worden. Beide Individuen eines Paares sind noch vollwertige Zwitter, auch ihrer geschlechtlichen Betätigung nach, aber der eine Partner ist konstant etwas größer und mit besser entwickelten weiblichen Genitalien ausgestattet, der andere kleiner und ausgesprochener männlichen Charakters

zweiter führt zu dessen voller Ausprägung, bei Wedlia bipartita. In deren Cysten, an den Kiemen des Thunfisches sich findend, ist gleichfalls stets nur ein einziges, eng verbundenes Pärchen (Fig. 54A) eingeschlossen, beide in der Körperform kaum verschieden, wohl aber in der Größe und in der geschlechtlichen Organisation. Der Körper, der von einem schlankeren Vorderteil eine breite plumpe Rumpfpartie sich scharf absetzen läßt, ist bei dem kleineren Individuum bis zu vier Millimeter lang, enthält bei ihm in seinem Inneren einen voll ausgebildeten

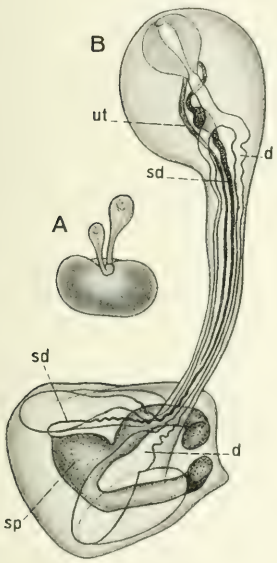


Fig. 54. Wedlia bipartita: A ein verbundenes Paar mit vorgestreckten Vorderkörpern, B isoliertes männliches Tier. (Nach Odhner [93].) d Darm, sd Samenleiter, sp Spermarium, ut rudimentärer Uterus.

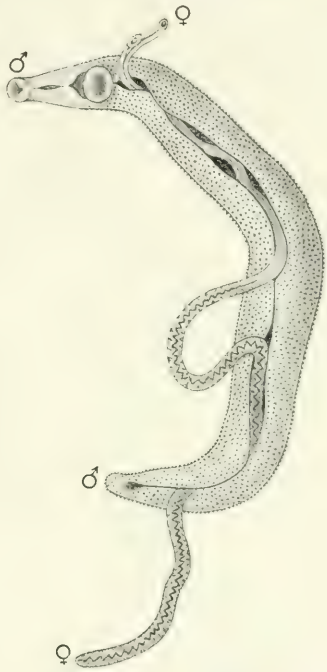


Fig. 55. Männchen und Weibchen von Bilharzia haemotobia in Paarungsstellung. (Nach Looss, 1896 [94].)

männlichen Geschlechtsapparat mit schlauchförmigem Spermarium und dünnem, sich nach vorn hin erweiternden Samenleiter, aber nur noch einen ganz rudimentären weiblichen Apparat (Fig. 54B). Alle Teile des letzteren (Ovarium, Receptaculum seminis, Dotterstock, Schalendrüse, Uterus und Vagina) sind noch vorhanden, aber nicht mehr funktionsfähig, sind auf dem Wege des Verschwindens. Das Tier ist tatsächlich ein Männchen. Das größere Individuum innerhalb der Cyste kann bis zu neun Millimeter lang werden, es zeigt alle die genannten

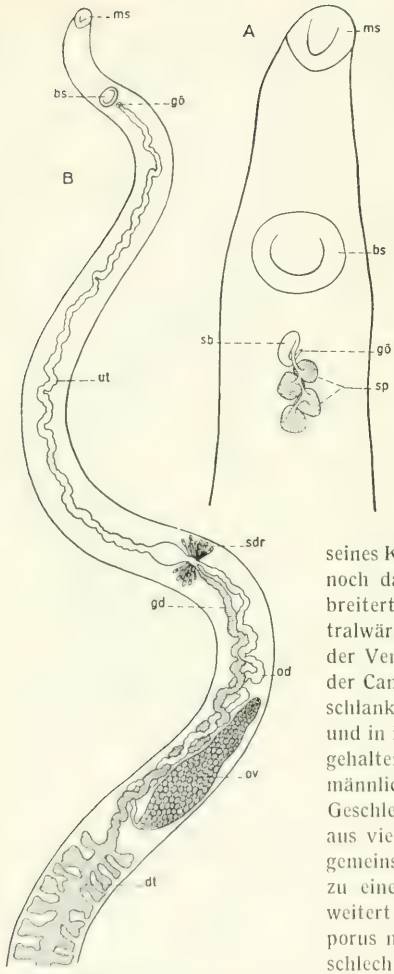


Fig. 56. Männlicher (A) und weiblicher (B) Geschlechtsapparat von Bilharzia haematobia. (A nach Looss, 1895 [94], B nach Looss, 1896 [94].) bs Bauchsaugnapf, dt Dotterstock, gd dessen Ausführgang, gö äußere Geschlechtsöffnung, ms Mundsaugnapf, od Ovidukt, ov Ovarium, sb Samenblase, sdr Schalendrüse, sp Spermarien, ut Uterus.

weiblichen Organe in vollster Ausbildung, von den männlichen aber nur noch einen Rest des dünnen Samenleiters, keine Spur mehr des Spermariums. Das größere Tier ist tasächlich ein Weibchen.

Reinster Gonochorismus ist aber dann voll ausgebildet bei einem anderen Trematoden, bei Bilharzia [94]. Bilharzia haematobia, ein Blutparasit des Menschen, tritt in zwei, schon äußerlich sofort unterscheidbaren Geschlechtern auf, in einem kleineren (bis vierzehn Millimeter großen), aber kräftiger und breiter gebauten Männchen und in einem größeren (bis zwanzig Millimeter langen), aber viel schmächtigeren Weibchen (Fig. 55). Das männliche Tier ist ferner durch einen auffallenden Stachelbesatz seines Körpers ausgezeichnet sowie vor allem noch dadurch, daß dieser Körper stark verbreitert und dann mit seinen Rändern ventralwärts eingerollt ist. Es entsteht so auf der Ventralseite des Männchens ein Kanal, der Canalis gynaecophorus, in ihn wird der schlanke Leib des Weibchens aufgenommen und in ihm zur Ausübung der Begattung festgehalten. Die innere Organisation weist im männlichen Körper einen rein männlichen Geschlechtsapparat auf (Fig. 56 A), bestehend aus vier bis fünf Hodenbläschen und deren gemeinsamen Ausführgang, der sich peripher zu einer schlauchförmigen Samenblase erweitert und durch einen einfachen Genitalporus nach außen führt. Im weiblichen Geschlecht findet sich entsprechend eine rein weibliche Organisation (Fig. 56 B), ein schlauchförmiges Ovarium und ein geschlängelter Ovidukt, der zunächst den Ausführgang eines gelappten Dotterstockes sowie die Mündungen der Schalendrüsenzellen aufnimmt und dann als Uterus weiter nach vorn

zieht bis zu der dicht hinter dem Bauchsaugnapfe gelegenen Geschlechtsöffnung. Bilharzia ist also zweifellos völlig getrenntgeschlechtlich, weist nicht einmal mehr Spuren ursprünglichen Zwittertums auf. Auf ein solches hindeutende Zusammenhänge ergeben sich nur noch aus der Organisation verwandter Typen. Da sind die Ausgangsformen der Bilharzia, die Liolopinen, noch zwittrig, und da lassen näher stehende, bereits gonochoristische Verwandte, wie Bilharziella und Ornithobilharzia, zum wenigsten im Aufbau des männlichen Genitalapparates, in dem Auftreten zahlreicher Hodenbläschen, noch deutliche Anklänge an den typischen Zustand der zwittrigen Vorfahren erkennen[95].

Bei den Didymozoen wie den Bilharzien ist eine eigenartige Erscheinung der konstante enge Zusammenschluß der beiden Geschlechter. Bei den Bilharzien erfolgt dieser Zusammenschluß erst nach eingetretener Geschlechtsreife, er führt unter Betätigung eines aktiven Geschlechtstriebes schließlich zu dauernder Verkettung; bei den Didymozoen ist der Zusammenschluß von vornherein durch die Vereinigung beider Geschlechter in einer Cyste gegeben. Es ist zwar diese letztere Besonderheit bereits vorgebildet in der Eigenart des parasitischen Lebens der Didymozoen, aber während bei den zwittrigen Formen, wie etwa dem genannten Didymozoon scombri, noch stets eine größere Zahl von Individuen in einer Cyste zusammen geschlossen leben, sind bei den getrenntgeschlechtlichen stets nur zwei vereint, und zwar stets je ein Männchen und ein Weibchen. Die gegenseitige Ergänzung der Geschlechter, die sich ursprünglich an einem Zwittertier vollzogen fand, ist nunmehr auf zwei engverbundene, nicht voneinander trennbare Individuen verteilt, gewißlich ein höchst merkwürdiges und in seinen entwicklungsgeschichtlichen Grundlagen schwer lösbares Phaenomen. Nach neueren Untersuchungen[93a], wie es scheint, verständlich werdend durch die Herausdifferenzierung zweier Keimballen in einem Embryo.

Um so merkwürdiger ist das Ganze, als der letzte bei Plattwürmern zu verzeichnende Fall einer Herausbildung von getrennten Geschlechtern aus Zwitterformen nochmals ganz ähnliche Erscheinungen aufweist. Nun ist es ein Bandwurm, der im Darm von Wasservögeln schmarotzende Dioicocestus[96]. Äußerlich erscheint das Weibchen viel länger, breiter und dicker als das Männchen, innerlich weist ersteres einen einfachen weiblichen, letzteres einen doppelten männlichen Geschlechtsapparat auf, Apparate, die in beiden Geschlechtern mit allen komplizierten Einzelheiten der Bandwurmgenitalien ausgestattet, aber eben in schärfster absoluter Trennung auf zwei verschiedene Individuen verteilt sind. Und nun trifft man in einem Wirtstier stets ein Pärchen dieses Bandwurms vereint an, ein Männchen neben einem Weibchen. Man hat eine plausible Erklärung in diesem Falle darin gesucht, daß vielleicht die Finne zwei Köpfe entwickle und daß von diesen dann der eine stets zum männlichen, der andere zum weiblichen Bandwurm auswüchse. Die in Ei und Larve enthaltenen männlichen und weiblichen Entwicklungstendenzen, die sonst an einem einzigen zwittrigen Geschlechtstier vereint sich offenbaren, würden dann eben hier auf zwei getrennte, aber aufs engste verwandte Individuen verteilt werden.

Neben den Plattwürmern sind es dann noch die gleichfalls ganz allgemein

zwittrigen Manteltiere, welche in einigen Vertretern in bestimmtester Form eine sekundär gewordene Getrenntgeschlechtlichkeit feststellen lassen. Es handelt sich da zunächst um einige eng zusammengehörige Gattungen der Synascidien, um die Gattungen Distaplia und Sycozoa (Colella), bei denen Getrenntgeschlechtlichkeit sogar bis auf die Stöcke, also bis auf den Gametocytenträger 2. Ordnung übergegriffen hat[97]. Demgemäß ist bei den erwachsenen Formen niemals mehr eine Spur einst vorhandener Zwittrigkeit nachweisbar, aber daß eine solche primär einmal bestand, das beweisen die jugendlichen Knospenanlagen des Stockes. Männliche Knospen von Distaplia magnilarva enthalten in ihrem Inneren neben dem bereits wohl entwickelten Spermarium noch rudimentäre Eizellen, die dann freilich später durch Histolyse zerstört werden, weibliche Knospen eine rudimentäre Hodenanlage, die später dem gleichen Schicksale verfällt[98]. Eine andere in diesem Zusammenhang zu nennende Form wäre Oikopleura dioica, die einzige getrenntgeschlechtliche Appendikularie[99]; es läßt sich schlechterdings nicht entscheiden, ob wir hier primären oder sekundären Gonochorismus vor uns haben.

Und umgekehrt kann nun auch fixierter Gonochorismus sekundär umgewandelt werden in Hermaphroditismus. Das sicherste Beispiel dieser Art liefern zweifellos die Nematoden. Deren große Mehrzahl ist ganz streng getrenntgeschlechtlich und nur die Familie der frei lebenden Rhabditiden enthält in Gattungen wie Rhabditis und Diplogaster zwittrige Wesen[100]. Es vollzieht sich der Ablauf geschlechtlicher Betätigung bei diesen Zwittern dann normalerweise in folgenden Formen. Der gesamte Genitalapparat besteht aus zwei U-förmig gebogenen Schläuchen, die sich in einer gemeinsamen kurzen Vagina vereinigen (Fig. 57 A). Jeder Schlauch ist in seinem einen Schenkel völlig erfüllt von einem soliden Keimlager dicht aneinander gedrängter Keimzellen, der zweite Schenkel ist leer, er repräsentiert eine Art Uterus. Das Keimlager ist zwittriger Konstitution, am inneren Ende des Genitalschlauches bilden seine Elemente ein Ovarium, weiter nach außen, an der Knickungsstelle, fügen sie sich als regelmäßig polygonal gestaltete Zellen zu einem Spermarium zusammen. Zuerst reifen die Samenzellen, sie sammeln sich als rundliche Samenfäden gegen das Lumen des Uterusschlauches hin an und häufen sich hier in einer kleinen Auftreibung, einer Art von Receptaculum seminis zusammen. In einer zweiten Phase (Fig. 57 B) ist die Tätigkeit des Spermariums erschöpft und das Ovarium setzt mit seiner Entwicklung ein, seine Oocyten wachsen heran und ordnen sich in einer Reihe dottererfüllter Eizellen im Uterusschlauch an. Auf einem dritten Stadium (Fig. 57 C) haben die Eier ihre Vollreife erreicht, sie wandern im Uterus abwärts, passieren dabei die im Receptaculum angehäuften Spermatozoenmassen, werden befruchtet, beginnen noch im Uterusschlauch mit der Furchung und werden schließlich ausgestoßen. Zuweilen auch, wie bei Rhabditis gurneyi, ist der Ablauf ein etwas anderer (Fig. 57 D). Wohl setzt hier gleichfalls die geschlechtliche Tätigkeit in der Gonade mit Samenproduktion ein und folgt eine Phase weiblicher Reife nach, aber dann findet jetzt auch diese einen baldigen Abschluß durch eine erneute männliche Betätigung und so wechseln in größerer Zahl

männliche und weibliche Reifungsperioden in bestimmten zeitlichen und räumlichen Intervallen miteinander ab.

Was berechtigt uns nun im besonderen dazu, in diesem Falle typischstes Zwittertum als einen abgeleiteten sekundären Zustand anzusprechen? Nun, dieses Zwittertum steht nicht von Anfang an fertig ausgebildet da, sondern läßt in sich eine Entwicklungsreihe erkennen, die ganz konsequent auf die Unterdrückung gesonderter Gechlechtlichkeit hinzielt. Da haben wir zunächst noch rein gonochoristische Formen wie Diplogaster longicauda, also Formen mit normalen Männchen und Weibchen, da haben wir andere, bei denen schwan-

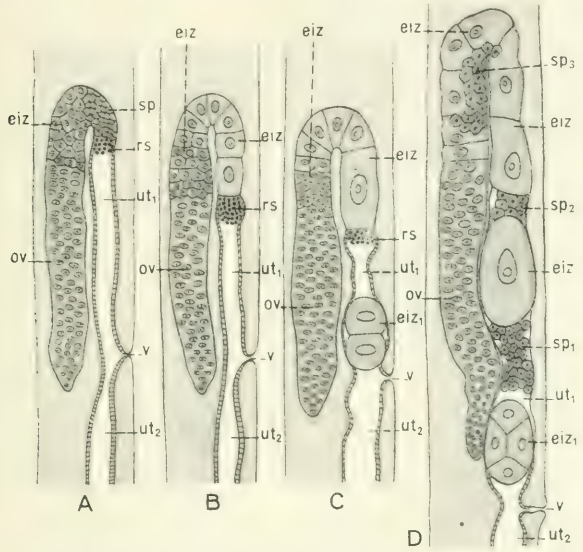


Fig. 57. Die verschiedenen Entwicklungsphasen zwittriger Gonaden bei Rhabditis: A—C drei aufeinander folgende Entwicklungsstadien von Rhabditis sechellensis, D Rhabditis gurneyi. (Nach Potts[100].) eiz jugendliche, eiz_1 in Entwicklung begriffene Eizellen, ov Ovarium, rs Receptaculum seminis, sp Spermarium, ut_1, ut_2 die beiden Uterusschläuche, v Vagina.

kende Störungen im weiblichen Organismus Zwitterzustände anzubahnen beginnen. Bei Rhabditis duthiersi zeigt die große Mehrzahl der Weibchen noch rein weibliche Organisation, eine kleine Minderheit aber bildet den einen der beiden Genitalschläuche zur Zwittergonade um, bewahrt nur den anderen als reines Ovarium. Bei Rhabditis marionis und viguieri treten dann schon Vollzwitter auf, aber ihre Zahl ist immer noch beschränkt, auf zehn echte Weibchen mögen ein bis zwei Zwitter kommen. In einer letzten Gruppe ist dann die ursprünglich rein weibliche Organisation völlig durch die zwittrige verdrängt,

es gibt bei ihnen keine wirklichen Weibchen mehr, sondern nur noch Zwitter von der oben geschilderten Art. Und wie steht es mit dem anderen der ursprünglich getrennten Geschlechter, mit den Männchen? Sie sind als solche zunächst durchaus vorhanden, sie erleiden keinerlei Umbildungen ihrer typischen Männchennatur, erfahren aber trotzdem die Wirkung der sich durchsetzenden Zwitterzustände. Sie werden auf den Aussterbeetat gesetzt, sind im Schwinden begriffen. Es kommen in günstigsten Fällen bei Diplogaster maupasi auf zehntausend weibliche Individuen noch etwa tausend bis dreitausend Männchen, es sinkt diese Zahl gegenüber der gleichen Menge von weiblichen oder zwittrigen Formen bei Rhabditis viguieri schon auf vierhundertfünfzig, bei Rhabditis duthiersi auf zweihundert und bei Diplogaster robustus gar auf ein einziges Männchen. Bei Rhabditis gurneyi fehlen Männchen überhaupt vollständig. Für die Ausübung der Befruchtung wird also die Bedeutung der Männchen eine stetig geringere, sie ist eine noch geringere als es ihre an sich schon kleine Zahl vermuten läßt. Während sie nämlich somatisch kaum verändert werden, haben sie psychisch fast ihre gesamten Sexualinstinkte eingebüßt, so daß sie selbst bei gebotener Möglichkeit kaum jemals noch die Begattung vollziehen. Im allgemeinen läßt sich feststellen, daß bei den Formen, bei denen die zwittrige Organisation noch nicht völlig die weibliche verdrängt hat, daß eben da auch die Männchen noch häufiger sind, daß bei ihnen auch, wie etwa bei Rhabditis viguieri und marionis, die psychische sexuelle Degeneration noch nicht in dem Maße vorgeschritten ist wie bei den typischen Zwittern. Aus alledem geht klar hervor, daß hier ohne alle Zweifel ein Fall der Art vorliegt, daß im Bereiche einer Tiergruppe von den beiden Geschlechtern, die ursprünglich durchaus wohl gesondert vorhanden waren, das eine, das männliche Geschlecht, völlig zum Schwinden gebracht wird und daß als Ersatz dafür zur Sicherung der Fortpflanzung das andere, das weibliche, zum Zwitter umgestaltet wird. Nur ganz vereinzelt greift die zwittrige Tendenz auch auf Männchen über, bei Rhabditis elegans sind Männchen zur Beobachtung gelangt, welche, äußerlich reine Männchen, in ihren Spermarien neben den männlichen Samenelementen wohl entwickelte Eizellen aufwiesen.

Ein zweites Beispiel bietet schon nicht mehr den gleich hohen Grad sicherster Eindeutigkeit. In ihm handelt es sich um eine durch festsitzende oder schmarotzende Lebensgewohnheiten außerordentlich stark einseitig abgeänderte Gruppe niederer Krebstiere, um die Cirripedien oder Rankenfüßer. Im Gegensatz zu der überwältigenden Mehrzahl der Krebse sind sie Zwitter typischsten Gepräges und enthalten in ihrem Leibe einen vollständigen männlichen und weiblichen Geschlechtsapparat[101]. Wenn wir als spezielles Beispiel etwa die Organisation einer Entenmuschel (Lepas) zugrunde legen wollen (Fig. 58), so sehen wir den männlichen Apparat zunächst in Form zahlreicher kleiner, traubenartig zusammengeschlossener Spermarienbläschen den größeren Teil des ganzen Vorderkörpers erfüllen, wir sehen, wie diese Bläschen durch zarte Gänge mit paarigen Samenleitern verbunden werden und letztere schließlich vereint in ein unpaares langes Penisrohr eintreten, um dasselbe bis zur Spitze zu durchziehen. Wir sehen als Elemente weiblicher Organisation paarige Ovarien in dem zu

einem massiven Haftstiel umgebildeten vordersten Kopfteil liegen, sehen ihre dicken verzweigten Schläuche sich in gleichfalls paarigen Ovidukten vereinigen, die nach hinten ziehend schließlich an der Basis des ersten Rankenfußes nach außen führen.

Nun sind aber nicht alle Cirripedien zwittrig. Getrennte Geschlechter finden sich einmal innerhalb der Familie der Pollicipediden in einzelnen Vertretern der Gattung Ibla und Scalpellum[103] — von Ibla sind es die Arten cummingi und sibogae, von Scalpellum solche wie ornatum, stearnsi, regium, parallelogramma, nymphicola und andere —, getrennte Geschlechter finden sich ferner in der ganzen Unterordnung der Abdominalia, bei den vorzugsweise in leere Schneckenschalen sich einbohrenden Alcippe-, Cryptophialus- und Lithoglyptes-Arten[104], finden sich endlich unter den Ascothoraciden bei den in der Leibeshöhle von Seesternen schmarotzenden Dendrogaster-Arten[105]. Nach unserem bisher vertretenen Standpunkt läge es nun zweifellos am nächsten, auch hier noch letzte Andeutungen einer ursprünglich schwankenden Geschlechterverteilung zu erkennen. Dem stehen indessen entgegen die eigenartigen Erscheinungen, wie sie mit dem männlichen Geschlecht verknüpft sind. Während nämlich die weiblichen Tiere der genannten getrenntgeschlechtlichen Formen durchaus nichts Auffälliges darbieten, insofern sie von ihren zwittrigen Verwandten nur dadurch sich unterscheiden, daß ihnen jegliche Spur männlicher Organisation fehlt, sind die männlichen Tiere grundsätzlich umgestaltet nach der Richtung fortschreitender Rückbildung in Größe und Organisation. Und dann kommt noch ein zweites hinzu. Das Vorkommen dieser Männchen beschränkt sich nicht auf den Umkreis der getrenntgeschlechtlichen Arten, sie finden sich auch bei typischen Zwitterformen, wiederholen also gewissermaßen innerhalb der Art die im Zwitter bereits vollwertig vertretene männliche Geschlechtlichkeit.

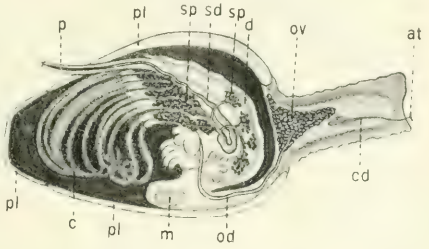


Fig. 58. Zwitterorganisation einer Entenmuschel (Lepas), nach Entfernung der einen Mantelhälfte. (Nach Claus-Grobben[102].) at Haftantenne, c Rankenfüße oder Cirren, cd Cementdrüse, d Darm, m Schließmuskel, od Eileiter, ov Ovarium, p Penisrohr, pl verkalkte Schalenplatten des Mantels, sd Samenleiter, sp Spermarium.

Wir wollen diese Männchen ein wenig näher kennen lernen und wählen dazu aus die Gattung Scalpellum (Fig. 59). Die weiblichen bzw. zwittrigen Individuen der sehr zahlreichen Arten dieser Gattung weisen alle im wesentlichen die gleiche äußere Erscheinung auf, es sitzt dem mit Haaren oder Schuppen bedeckten Haftstiel ein von dem Mantel völlig umschlossener Rumpf auf, es erhält dieser letztere ferner durch die in den Mantel eingelagerten Kalkplatten, von denen die wichtigsten die Bezeichnungen Carina, Tergum, Scutum und Rostrum tragen, sein besonderes Gepräge. Ganz anders die Männchen[106]. Zunächst

ist ihnen zwar gemeinsam, daß sie alle winzig klein sind, sie messen gegenüber den zum wenigsten mehrere Zentimeter großen Weibchen und Zwittern höchstens zwei oder einen Millimeter oder selbst noch weniger. Sehr verschieden sind sie aber untereinander in ihrem Äußeren und diese Verschiedenheit wird hervorgerufen durch eine Stufenfolge fortschreitender Degeneration. Da ist zunächst an ihrem Körper noch deutlich Stiel und Rumpf zu unterscheiden, da enthält der Mantel im wesentlichen noch die typischen Kalkplatten in Rostrum und Carina, in den paarigen Scuta und Terga. So ist es beispielsweise bei dem Männ-

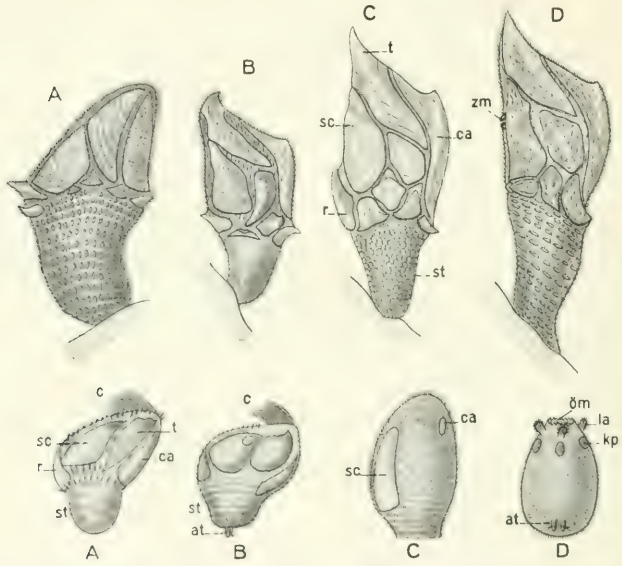


Fig. 59. Vier Scalpellum-Arten mit ihren zugehörigen Zwergmännchen (untere Reihe): A Scalp. villosum, B Sc. peroni, C Sc. rostratum, D Sc. vulgare. (Nach Darwin, 1851 [103].) at Haftantennen, c Rankenfüße, ca Carina, kp rudimentäre Kalkplatten, la lappenartige Fortsätze, öm äußere Mantelöffnung, r Rostrum, sc Scutum, st Haftstiel, t Tergum, zm anhaftende Zwergmännchen in natürlicher Lage.

chen von Scalpellum villosum (Fig. 59A). Etwas augenscheinlicher wird äußere Degeneration schon am Männchen von Scalpellum peroni (Fig. 59B), der Haftstiel ist weniger deutlich abgesetzt, die Kalkplatten haben an Umfang verloren. Völlig offenbar ist die Reduktion bei Scalpellum rostratum (Fig. 59C), von den Kalkplatten sind neben einer ganz rudimentären Carina nur noch die Scuta einigermaßen an dem gleichmäßig feinbehaarten Mantel entwickelt. Nahe dem Endpunkt dieser Entwicklungsrichtung steht endlich das Männchen von Scalpellum vulgare (Fig. 59D). Es besitzt die Form eines rundlichen ovalen Säck-

chens, an dessen Hinterende die beiden Haftantennen sich noch erhalten haben und an dessen Vorderende vier kleine Läppchen die Mantelöffnung umstellen. Vier winzige ovale Kalkplättchen stellen den Rest der Mantelschilder dar, auch sie können schließlich noch verloren gehen, bei den Männchen von Scalpellum velutinum. Der äußeren Reduktion entspricht auch eine solche der inneren Organisation, von ihr erhält sich nur ein hoch differenzierter männlicher Genitalapparat. Am weitesten gediehen ist die Rückbildung bei Ibla, Alcippe und Cryptophialus, hier sind die Männchen schließlich zu ganz mißgestalteten wurm- oder schlauchförmigen Geschöpfen geworden. Wir werden in einem späteren Kapitel (22. Kapitel, S. 666ff.) davon noch weiteres erfahren.

Für das Ganze gibt es eine einfache Erklärung. Die Cirripedien waren einmal getrennten Geschlechtes, ganz wie die überwiegende Mehrzahl aller entomostraken Krebstiere. Es hat sich diese Getrenntgeschlechtlichkeit noch vereinzelt erhalten, bei manchen Ibla- und Scalpellum-Arten, bei Dendrogaster und der Gesamtheit der Abdominalia, aber überall hat hier bereits eingesetzt eine mehr oder weniger beträchtliche Rückbildung des männlichen Geschlechts. Der sich anbahnende Ausfall dieses Geschlechts wird, ganz wie bei den zuerst besprochenen Nematoden, ausgeglichen durch Übergang zum Hermaphroditismus, er ist für die Mehrzahl der Cirripedien völlig durchgeführt. Aber nicht, ohne noch ein letztes Zeichen des ursprünglichen gonochoristischen Zustandes zu hinterlassen, in Zwergmännchen, wie sie auch bei bereits völlig zu Zwittern gewordenen Formen auftreten, bei den zwittrigen Scalpellum-Arten, bei der zwittrigen Ibla quadrivalvis, bei gewissen Rhizocephalen. Die große Mehrzahl der zwittrigen Cirripedien freilich, schon die mit Scalpellum nahe verwandte Gattung Pollicipes, weiter dann alle Lepadiden, Balaniden und Coronuliden, weisen von solchen Männchen keine Spur mehr auf, bei ihnen ist der Umbildungsvorgang zur Zwittrigkeit restlos abgeschlossen.

Diese einfache Erklärung entspricht nicht einer allgemein herrschenden Auffassung. Seit und mit Darwin hat man diese Zwergmännchen als „Komplementärmännchen", Ergänzungsmännchen, bezeichnet und sie als ursprüngliche Zwittertiere gedeutet, die sekundär ausschließlich männliche Funktionen übernommen haben. Als solche rein männlich gewordene Individuen haben sie die Aufgabe, fixiert am Körper zwittriger Artgenossen bei etwa ausbleibender oder unmöglicher Wechselbefruchtung derselben diese Befruchtung zu vollziehen und so der Selbstbefruchtung entgegen zu wirken. Man hat sich den phylogenetischen Weg bis ins Einzelne ausgedacht, wie bei Scalpellum etwa als Folge dicht gedrängter Ansiedelung zahlreicher Individuen neben und vor allem aufeinander ungünstige Raumverhältnisse bei einzelnen Reduktion der Größe, dann auch der inneren Organisation verursachten, wie Ausfall eines Geschlechts der Zwitternatur eintrat, so zunächst Zwergmännchen entstanden und schließlich in letzter Konsequenz dieser einmal eingeleiteten Entwicklung die ungeschädigt gebliebenen zwittrigen Tiere, nachdem ihnen einmal reine Männchen gegenüberstanden, das überflüssig gewordene Geschlecht aufgaben und zu Weibchen wurden[107]. Aus ursprünglichem Zwittertum wäre so Gonochorismus entstanden, also das

genau gegenteilige Ergebnis des Schlusses, zu dem wir gekommen sind. Auf keinen Fall stehen der gegenteiligen Auffassung stärkere Beweismittel zur Verfügung als uns. Ein solches wäre etwa der Nachweis einer auch nur rudimentären Zwitterorganisation in den Zwergmännchen. Sie ist behauptet worden für die Zwergmännchen von Scalpellum peroni, wo in dem Stiel gelegene großkernige runde Zellelemente rudimentäre Eizellen darstellen sollten[108], eine sorgfältige Nachprüfung[109] hat die völlige Haltlosigkeit dieser Deutung erwiesen, wie sie zugleich auch keine Spur irgendwelcher männlicher Organe in dem weiblichen Körper von Ibla cummingi feststellen konnte. Besteht also unsere Deutung zurecht[110], so dürfte man nicht von „Ergänzungsmännchen" reden, sondern eher von „Restmännchen", wofern wir nicht den indifferenten Namen von „Zwergmännchen" vorziehen. Wir erkennen aus diesem Beispiel den schwankenden Boden phyletischer Ableitungen, wir sind ihm sonst durch unsere allgemeine Vorstellungsweise fast völlig ausgewichen, hier mußten wir ihn trotz der ihm anhaftenden Unsicherheit betreten*).

Manche der früher besprochenen Fälle isolierten Zwittertums, wie etwa der von Lysmata unter den dekapoden Krebsen oder der von Termitoxenia unter den Insekten, mögen vielleicht gleichfalls sekundär aus ursprünglich bestandenem Gonochorismus sich ableiten, es fehlt uns dazu jegliche Möglichkeit einer auch nur einigermaßen exakten Beweisführung, weshalb wir sie an der Stelle belassen wollen, wo wir sie einfügten. Es darf aber hier wohl noch des besonderen Verhaltens von Lumbriculus variegatus Erwähnung getan werden, der, wie alle Oligochaeten ein typischer Zwitter, sich durch eine merkwürdig hohe Variabilität in Zahl und Anordnung der einzelnen Komponenten seines zwittrigen Genitalapparates auszeichnet[112]. Die Zahl der Gonaden beiderlei Geschlechts sowie ihrer entsprechenden Ausführgänge schwankt zwischen ein bis drei Paaren, ja es kann in einzelnen Fällen sogar ein völliger Ausfall der Komponenten des einen Geschlechtes eintreten und dann haben wir reine Weibchen oder reine Männchen vor uns, die aber nun hier jeweils nur das zufällige Produkt bestimmter Variationskombinationen sind, in ihrem Auftreten nicht etwa eine Festlegung nach gonochoristischer Richtung hin bezeugen.

Überaus wechselvoll ist das Bild, das uns in der Verteilung von Gonochorismus und Hermaphroditismus entgegentritt. In den Anfängen eine fast planlose Verteilung, später eine fixierte, aber immer noch nicht selten durchbrochene Regelung, über die sich zunächst kaum mehr als das Tatsächliche feststellen läßt. Welche unmittelbaren Ursachen im jeweiligen Fall die Entscheidung zugunsten dieses oder jenes Zustandes ausschlagen lassen, entzieht sich noch so gut wie gänzlich der exakten Analyse. Wohl kann als tausendmal ausgesprochener Gemeinplatz gelten, daß eine an den Ort gebannte festsitzende Lebensform,

*) Wir kennen übrigens im Tierreiche noch einen Fall, wo neben zwittrigen Formen reine Männchen von etwas abweichender Organisation sich finden. Er betrifft einen marinen Ringelwurm, Protodrilus, entzieht sich aber in Rücksicht auf die hier berührten Fragen noch vollständig sicheren Feststellungen[111].

daß parasitische Lebensweise die Ausbildung von Zwittertum verursache. Es begegnen sich sicherlich diese Lebensformen nicht gerade selten mit zwittriger Organisation, von einem allgemein in diesem Sinne wirksamen Einfluß ihrer Gegenwart kann keine Rede sein. Wie kommt es dann, daß unter den sedentären marinen Ringelwürmern wohl zwittrige Formen vorkommen, daß aber die Mehrzahl derselben gonochoristisch ist, daß ferner unter den immerhin nicht allzu häufigen zwittrigen Polychaeten sich sogar eine pelagische, also eine maximal bewegliche Form in der Gattung Sagitella findet[113]? Wie kommt es, daß unter den Muscheln der doch ganz gewißlich in extremster Form an den Ort gebannte Schiffsbohrwurm, Teredo navalis, getrennt geschlechtlich ist, daß andererseits von der wohl beweglichsten aller Muscheln, der Gattung Pecten, deren Angehörige schwimmend das Wasser zu durchmessen vermögen, daß gerade von dieser Gattung eine nicht geringe Zahl von Arten zwittrigen Charakter trägt? Wie kommt es, daß unter den zwittrigen Saugwürmern gerade zwei Formenkreise dem Gonochorismus zustreben oder ihn erreicht haben, die extremster parasitischer Lebensform sich angepaßt haben, die in Cysten eingeschlossen lebenden Wedlien und die im Blut von Wirbeltieren schmarotzenden Bilharzien? Wie kommt es, daß in der großen Masse der parasitischen Nematoden fast gar keine Zwitter auftreten, daß die durch schmarotzende Lebensweise geradezu ungeheuerlich umgestalteten und fast jeglicher selbständiger Lebensäußerung beraubten Copepoden stets getrenntgeschlechtlich sind? Von der Allgemeingültigkeit eines Gesetzes oder selbst nur einer Regel kann mithin keine Rede sein.

Sorgfältige Analyse des Einzelfalles gewährt hier und da etwas tieferen Einblick. Da hat man bei unserer Anodonta cygnea feststellen können[114], daß in fließendem Wasser die getrenntgeschlechtlichen Formen zweifellos bei weitem überwiegen, wenn nicht ausschließlich auftreten, daß dagegen in stehenden Gewässern zwittrige Formen mehr und mehr überhand nehmen, in ziemlich genauer Beziehung zu der Zeitdauer, in der das betreffende stehende Gewässer von fließenden Flußläufen abgeschnitten war. Nach fünfzig Jahren Isolierung etwa wird Zwittertum zum vorherrschenden Charakter, nach mehreren hundert Jahren herrscht es in reinster Form. Das scheinen zum wenigsten gesicherte Tatsachen zu sein, man konnte auch, noch weitergehend, sich einen gewissen Sinn in der Entwicklung dieser verschiedenen Zustände zurecht legen. Aktiv strömende Wasserbewegung kann wesentlich mithelfen beim Weiterführen der ins Wasser ausgestoßenen Samenmassen, kann ihre Überführung in den Bereich des weiblichen Atemwassers und damit des weiblichen Körpers erleichtern; in stehenden Gewässern fällt dieses Hilfsmittel zur Förderung der Befruchtung weg, und dafür tritt dann die Zwittrigkeit ein, die entweder Selbstbefruchtung ermöglicht oder doch zum wenigsten die Kombinationsfähigkeit der zu einer erfolgreichen Befruchtung zusammentreffenden Paare zahlenmäßig erhöht. Ähnliche Gesichtspunkte hat man zur Erklärung der Zwittrigkeit des Polygordius triestinus geltend gemacht[115]. Sein Aufenthaltsort ist schlammiger Meeresboden in ruhigen Wassertiefen. Auf solchem mögen die von getrennten Geschlechtern an entfernten Orten entleerten Eier und Spermatozoen nur schwer ein Weiterkommen zur

Ermöglichung des Zusammentreffens finden, was sich leicht vollzieht für die Geschlechtsprodukte der auf Kiesgrund lebenden gonochoristischen Arten unter der Mitwirkung des bewegten Wassers. An ähnliches hat man wohl auch gedacht, wenn man die Zwittrigkeit gewisser Muscheln (Amussium, Poromya) und Schnecken (Bathysciadium, Cocculina) mit deren Leben in der Tiefsee in Beziehung gebracht hat[116]. Aber selbst die Richtigkeit derartiger, auf reinen Vermutungen aufgebauter Zusammenhänge vorausgesetzt, sie würden niemals mehr bedeuten können als Begleitumstände, welche vorhandene Entwicklungstendenzen in einer bestimmten Richtung fördernd beeinflussen können. Sind doch diese Entwicklungstendenzen so selbständig, daß selbst eine in ihrem Gefolge sich einstellende Schädigung sie nicht zu unterdrücken vermag. Wenn unter den freilebenden Nematoden Rhabditis-Arten ihre Männchen ausgeschaltet und den Hermaphroditismus angenommen haben, so ist das geschehen, obwohl die Zahl der von den zwittrigen Einzelindividuen erzeugten Spermatozoen bei weitem nicht ausreicht, um alle Eier zu befruchten, die größere Zahl derselben somit unbefruchtet abgesetzt werden und zugrunde gehen muß[117]. Und hier hat diese auf Zwittertum hindrängende Entwicklung sogar noch die Widerstände bereits fixierter Getrenntgeschlechtlichkeit zu überwinden. Die eigentlichen aktiven Ursachen sind also jene oben aufgezählten äußeren Umstände sicherlich nicht, solche liegen tiefer in konstitutionellen Entwicklungstendenzen begründet. Wenn festsitzende polychaete Anneliden häufiger Zwittrigkeit aufweisen, die noch labile Geschlechterverteilung innerhalb dieser Gruppe schafft dazu die grundsätzlichen Vorbedingungen; wenn die parasitischen Plattwürmer zwittrig sind, so darf nicht vergessen werden, daß den gleichen Charakter auch ihre freilebenden Vorfahren, die Strudelwürmer, tragen und, wenn wir bis ins Unsichere phyletischer Zusammenhänge uns hineinwagen wollen, auch deren Urahnen im Coelenteratenstamme, die Ctenophoren.

5. Kapitel

Über die Eigenart zwittriger Organismen

Gonaden und deren Leitungswege bei Zwittertieren. Proterandrie und Proterogynie. Wirkung der Proterogonie auf äußere Formzustände (Myzostoma, Crepidula, Termitoxenia, Liriopsiden). Begattungstypen von Zwittertieren: einseitige und wechselseitige Begattung, Selbstbegattung. Selbstbefruchtung ohne vorhergehende Begattung.

Zwitterorganismen tragen an oder in ihrem Körper die Organe beider Geschlechter, sie müssen also auch die Funktionen beider Geschlechter ausüben. Zu diesen gehört als erstes die Produktion von Ei- und Samenzellen, sich vollziehend in den Ovarien und Spermarien. Und wie von Anfängen an die Gametocytenkomplexe stets scharf voneinander geschieden waren, in Oogonien und Antheridien bei den Algen, in einfachsten Ovarien und Spermarien beim Süßwasserpolypen, so auch in weit überwiegendem Maße in der Folge. Die Ctenophoren oder Rippenquallen zeigen eine strenge Sonderung ihrer längs und innerhalb der acht Meridionalgefäße angeordneten Gonaden in Ovarien und Spermarien. Die gleiche scharfe Scheidung ist durchgeführt bei den Plattwürmern. Selbst bei so lockerem Verbande der Gametocyten, wie ihn die acoelen Strudelwürmer zeigen, sind die zahlreichen Hodenbläschen regional wohl abgegrenzt von den als langgestreckte Zellenstränge sich darbietenden Ovarien (Fig. 60), und späterhin führt das dann zu vollständig voneinander abgeschlossenen selbständigen Gonaden (Fig. 63). So ist es weiterhin Regel bei Regenwürmern

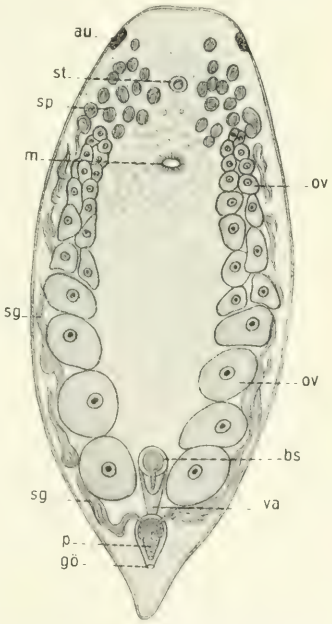


Fig. 60. Genitalapparat eines zwittrigen acoelen Strudelwurms (Otocelis rubropunctata). (Nach VON GRAFF[1]) au Auge, bs Samentasche, gö Geschlechtsöffnung, m Mund, ov Ovarium, p Penis, sg Samengänge, sp Spermarien, st Statocyste, va Vagina.

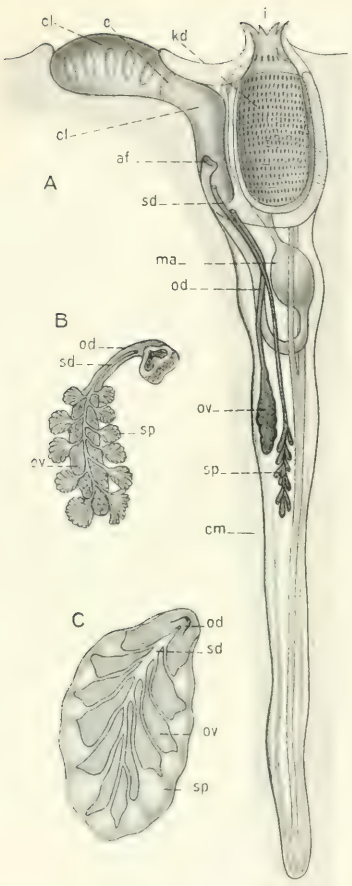


Fig. 61. Geschlechtsdrüsen verschiedener Ascidien: A Individuum einer Polyclinidenkolonie im medianen Durchschnitt (nach Delage et Hérouard[2]), B Gonadenkomplex von Molgula bleizi (nach de Lacaze-Duthiers[2]), C Gonadenkomplex von Polycarpa tuberosa (nach de Lacaze-Duthiers et Y. Delage[2]). af After, cl Kloake des Einzeltiers, cl, gemeinsame Kloake des Stockes, cm Cellulosemantel, e Egestions-, i Ingestionsöffnung, kd Kiemendarm, ma Magen, od Eileiter, ov Ovarium, sd Samenleiter, sp Spermarium.

und Blutegeln, bei den Manteltieren. Letztere zeigen sehr wechselvolle Verhältnisse, die nach einer bestimmten Richtung hin eine besondere allgemeinere Bedeutung besitzen[2]. Da haben wir Formen, bei denen traubenförmig gestaltetes Spermarium und schlauchförmiges Ovarium völlig getrennt voneinander im Inneren der Leibeshöhle liegen (Fig. 61 A); da haben wir andere, bei denen die Beziehungen beider Gonaden engere werden, wo, wie beispielsweise bei Molgula bleizi, einem bandförmigen Ovarium ein mehrfach verzweigtes, aus zehn bis zwölf gelappten Hodenbläschen zusammengesetztes Spermarium dicht anliegt (Fig. 61 B); da haben wir endlich Formen, wie etwa die Cynthien, wo eine förmliche Durchdringung der beiderlei Gonadenbestandteile statthat, wo, wie bei Polycarpa, jede der zahlreichen Geschlechtsdrüsen aus einer zentralen tiefvioletten oder rötlichen Ovarialmasse und einem peripheren Kranz weißlicher Hodenfollikel besteht (Fig. 61 C). Aber trotz aller, noch so mannigfacher und enger Verschlingung und Durchwachsung sind beiderlei Gonaden in ihren Keimepithelien, ihren Ausführgängen und Mündungen stets selbständig und geschieden. Es kann aber nun, wenn auch nicht hier bei den Tunikaten, die Vereinigung noch einen Schritt weitergehen, es können Bestandteile beider Gonaden unmittelbar zu einer wirklichen geschlossenen Einheit zusammenfließen, dann erhalten wir den Begriff der Zwittergonade. In den oben genannten Gruppen ist eine solche eine seltene Erscheinung, von Plattwürmern weist sie auf die Gattung Fecampia[3], ein parasitischer rhabdocoeler Strudelwurm, von Regenwürmern der tropische

Enantiodrilus[4]. Zur allgemeinen Regel wird das Auftreten von Zwittergonaden bei Schnecken, bei den Hinterkiemern und den Lungenschnecken. Innerhalb der Zwittergonaden können dann die männlichen und weiblichen Keimbezirke noch irgendwie räumlich gesondert sein, so wie etwa die Fig. 62 von der Zwittergonade eines Pteropoden zentrale Anhäufung der Samenelemente, periphere Ausbreitung der Eizellen zeigt; es können aber beiderlei Geschlechtsprodukte auch bunt gemischt in unmittelbarer Nachbarschaft nebeneinander liegen, so ist es Regel bei den Lungenschnecken.

Die Gegenwart beider Gonadenformen erfordert entsprechende Leitungswege. Die Forderungen sind verschieden, je nachdem es sich um die Bedürfnisse

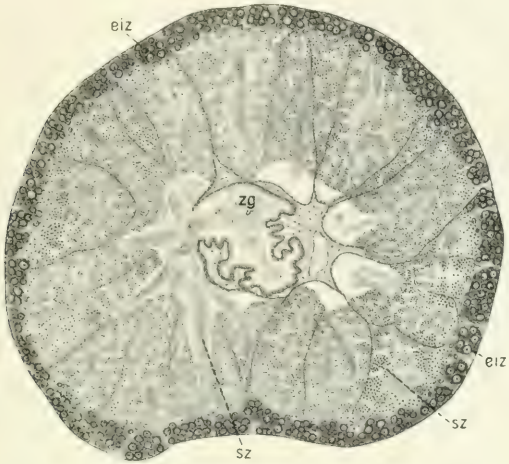


Fig. 62. Querschnitt durch die Zwittergonade eines gymnosomen Pteropoden (Clionopsis grandis). (Nach MEISENHEIMER[5].) eiz Zone der Eizellen, sz Bezirk der Samenzellen, zg Zwittergang.

einer männlichen oder einer weiblichen Gonade handelt, sie bleiben aber dieselben unabhängig davon, ob die beiden Gonaden dem gleichen zwittrigen Individuum eingepflanzt sind oder ob sie in getrennten Geschlechtern sich finden. Ein zwittriger Organismus wird also stets den gesamten Komplex männlicher und weiblicher Leitungswege mit allen ihren so unendlich mannigfachen Sonderbildungen in sich vereinigt zeigen. Sind Ovarien und Spermarien innerhalb ihres Trägers selbständig, so ist es auch der gesamte Leitungsapparat beider. Das mögen uns die rhabdocoelen Strudelwürmer in dem besonderen Beispiel des Acrorhynchus sophiae (Fig. 63) zeigen[6]. Der männliche Geschlechtsapparat beginnt mit den paarigen Hodenschläuchen, setzt sich fort in den Samenleitern und endet in einem unpaaren Kopulationsorgan, das von den vereinigten Samen-

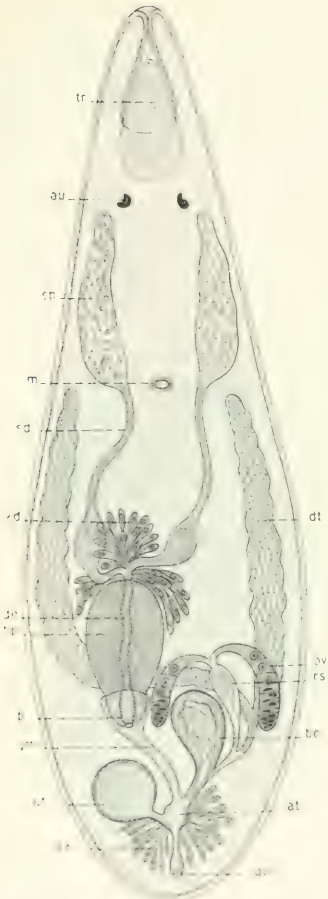


Fig. 63. Zwittriger Geschlechtsapparat eines rhabdocoelen Strudelwurms (Acrorhynchus sophiae). (Nach VON GRAFF[6].) au Auge, at Geschlechtsatrium, bc Begattungstasche, bp bulbusartiger muskulöser Teil des männlichen Kopulationsorganes, de Ductus ejaculatorius, dt Dotterstöcke, gm männlicher Ausführgang, gö gemeinsame äußere Geschlechtsöffnung, kd körnige Anhangsdrüsen, m Mundöffnung, ov Ovarium, p freies männliches Begattungsglied, rs weibliche Samentasche, sa Schalendrüsenzellen, vd Samenleiter, sp Spermarium, tr Tastrüssel, ut Uterus.

leitern als sogenanntem Ductus ejaculatorius durchzogen wird. Der weibliche Apparat setzt ein mit zwei keulenförmigen Ovarien, deren kurze Eileiter bald zusammentreffen und in eine birnförmig angeschwollene Samentasche (Receptaculum seminis) übergehen. Am Ende dieser Samentasche, welche den bei der Begattung von einem anderen Tier übertragenen Samen aufzunehmen hat, mündet ein der Dottergang, der dem befruchteten Ei das von den beiderseitigen langausgezogenen Dotterstöcken zu liefernde Nährmaterial zuführt, öffnet sich noch weiter distalwärts in den weiblichen Geschlechtsweg der Stiel der Begattungstasche (Bursa copulatrix), die den bei der Begattung eingeführten Penis des Partners umschließt. Der weibliche Geschlechtsweg endet schließlich in einem Vorraum (Atrium) und dieser empfängt dann noch als weitere spezifisch weibliche Organe die Mündungen der Schalendrüsenzellen sowie des kurzgestielten kugeligen Uterus, der das befruchtete, mit Dottermaterial versehene und von einer Eischale umschlossene Ei vor seiner endgültigen Ablage aufbewahrt. In das gleiche Atrium tritt der Endabschnitt des männlichen Leitungsweges ein, es geht endlich von ihm aus auch der kurze Gang, der zu der äußeren Mündung des gesamten Genitalapparates hinführt. Wir überschauen die bis auf den alleräußersten Endabschnitt völlig durchgeführte Scheidung von männlicher und weiblicher Organisation, jede Gonade hat jeweils die ihren besonderen Bedürfnissen entsprechenden Sonderbildungen sich geschaffen, jede unter durchaus selbständiger Verwendung des Körpers ihres Trägers, der somit die einfache Kombination zweier Geschlechter darstellt.

Sind Ovarien und Spermarien in einer Zwittergonade vereinigt, so sind

dann auch entsprechend die Leitungswege in größerem oder geringerem Umfange zusammengelegt, niemals aber so vollständig, daß nicht noch die ursprünglich gesonderten Bedürfnisse beider Gonaden irgendwie zum Ausdruck kämen. Wählen wir zunächst ein einfacheres Beispiel, eine primitive Lungenschnecke, die marine Auricula (Fig. 64C)[7]. Von der Zwitterdrüse geht ab ein gewundener Zwittergang, der sich alsbald unter drüsiger Umbildung seiner Wandung stark erweitert und schließlich in einem kleinen rundlichen Abschnitt endet. Dieser nimmt ein langgestieltes kugeliges Bläschen, ein Receptaculum seminis, auf, trägt weiter die äußere Geschlechtsöffnung, setzt sich aber zugleich nach vorn in eine auf der rechten Körperseite gelegene Rinne fort, in deren Grund der geschlossene Samengang liegt, dazu bestimmt, den durch den Zwittergang abgeleiteten Samen dem weiter vorn am Körper gelegenen Penis zuzuführen. Die morphologische Bedeutung dieser Teile ergibt sich am klarsten aus dem Vergleiche mit einer getrenntgeschlechtlichen Schnecke, etwa dem zu den Vorderkiemern gehörigen Triton scabrum[8]. Da haben wir im männlichen Geschlecht (Fig. 64A) von dem Spermarium ausgehend einen zunächst vielfach gefälteten, dann gerade gestreckten Samenleiter, der aus der Geschlechtsöffnung heraus den Samen überführt auf eine zum Penis hinleitende Rinne. Da haben wir im weiblichen Geschlecht (Fig. 64B) aus dem Ovarium hervorgehend einen zunächst engen, weiterhin aber sehr beträchtlich erweiterten und dann mit drüsigen Wandungen ausgestatteten Eileiter, endend schließlich in einer kurzen Vagina mit äußerer Geschlechtsöffnung und seitlich ansitzendem, schlauchförmigem Receptaculum seminis. Wir sehen nun sofort, die Zwitterorganisation von Auricula ist nichts anderes als die genaueste Kombination der bei Triton scabrum auf zwei Geschlechter

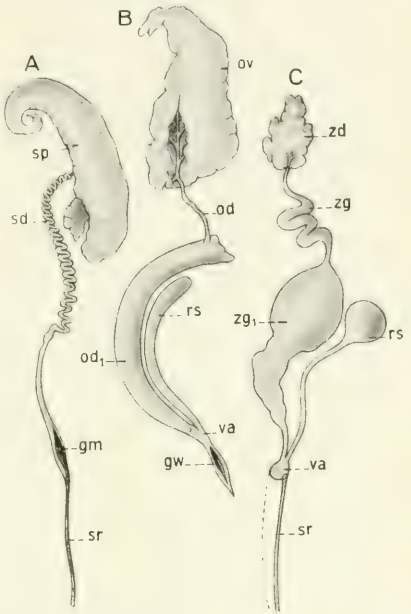


Fig. 64. A männlicher, B weiblicher Geschlechtsapparat von Triton scabrum, C zwittriger Genitalapparat von Auricula myosotis. (A, B nach Haller[8], C nach Pelseneer[7].) gm männliche, gw weibliche Geschlechtsöffnung, od Eileiter, od_1 dessen erweiterter drüsiger Abschnitt, ov Ovarium, rs Receptaculum seminis, sd Samenleiter, sp Spermarium, sr Samenrinne bzw. Samenrohr, va Vaginalabschnitt, zd Zwitterdrüse, zg Zwittergang, zg_1 dessen erweiterter drüsiger Abschnitt.

verteilten Genitalwege. Die Hauptausführwege sind zusammengelegt, weibliches Receptaculum und männliche Samenrinne haben sich gesondert erhalten. Es bleibt der Zwitter die Kombination zweier Vollgeschlechter.

Nun zeigen die Schnecken im allgemeinen Neigung, den Ausfuhrapparat der Gonaden außerordentlich zu komplizieren. Das ist schon der Fall bei getrenntgeschlechtlichen marinen Vorderkiemern, wo neben so einfach gebauten Leitungs-

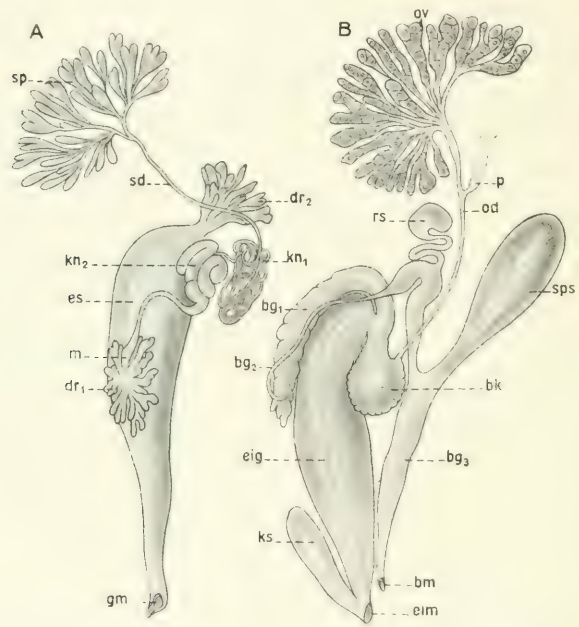


Fig. 65. Innerer Genitalapparat von Nerita: A des Männchens (N. lineata), B des Weibchens (N. plicata). (Etwas verändert nach Bourne [9].) bg_{1-3} die einzelnen Abschnitte des Begattungsganges, bk Befruchtungskammer, bm Mündung des Begattungsganges, dr männliche Anhangsdrüsen, eig Eierlegegang, eim dessen Mündung, es männlicher Endschlauch, gm männliche Geschlechtsöffnung, kn Knäuelpartien des Samenleiters, ks Kalksack, m Mündung des Samenleiters in den Endschlauch, od Eileiter, ov Ovarium, p Verbindungsgang zwischen Eileiter und Perikard, rs Receptaculum seminis, sd Samenleiter, sp Spermarium, sps Spermatophorensack.

wegen, wie wir sie eben in einem Beispiel kennen lernten, solche mit einer Fülle hochkomplizierter Anhangsorgane auftreten können. Das gilt besonders von den spezialisiertesten Formen, etwa von der zu den Rhipidoglossen gehörigen Gattung Nerita[9]. Im männlichen Geschlecht (Fig. 65 A) vereinigen sich die Ausführgänge der Hodenfollikel in einem Samenleiter, der nach wiederholter starker Aufknäuelung und stellenweiser Anschwellung schließlich in einen mächtigen birn-

förmigen Sack mündet. Letzterer schließt zwischen seinen dicken drüsigen Wandungen einen nur engen schlitzförmigen Binnenraum ein, er trägt ferner an seinem inneren abgerundeten Ende eine vielfach gelappte Anhangsdrüse, eine zweite dieser Art an der Einmündungsstelle des Samenleiters, er führt schließlich sich allmählich verschmälernd durch die äußere Geschlechtsöffnung nach außen. Alle diese Teile stehen im Dienst der unmittelbarsten männlichen Geschlechtsfunktion. Die Drüsenzellen der ampullenartigen Erweiterung des Samenleiters liefern Nährsekrete für die erst hier zur vollen Reife gelangenden Samenzellen, die terminale Drüse des sackförmigen Schlauches scheidet die Hüllsubstanz der Spermatophoren ab, der Schlauch selbst dient wohl als deren Bildungsstätte. Im weiblichen Geschlecht (Fig. 65B) ist das Ganze noch komplizierter. Wiederum geht von den Ovarialfollikeln ein gemeinsamer Eileiter ab, er mündet in eine drüsige Kammer, in welcher die Befruchtung der Eier vor sich geht. Alsdann spaltet sich der weibliche Ausführweg in zwei getrennte Systeme. Einmal in den dicken Eierlegegang, dessen drüsige Wandungen wohl als eine Art Eiweißdrüse fungieren, während ein besonderer dünnwandiger Schlauch, der seiner Mündung seitlich ansitzt und kugelige Kalkkonkretionen in seinen Wandzellen enthält, die Kalkschale der Eier liefert. Das zweite Gangsystem ist der Begattungsgang, er verengt und erweitert sich mehrfach, trägt ein gestieltes Receptaculum seminis und dient in seinem schlauchförmigen Endabschnitt als Aufnahmebehälter des bei der Paarung eingeführten Begattungsgliedes, dem dann weiterhin noch ein besonderes Divertikel zum Absetzen der Spermatophoren zur Verfügung steht.

Das ist ein so hoch komplizierter Genitalapparat, daß er auch von Zwitterschnecken nicht übertroffen werden kann, oder höchstens darin, daß nun alle diese Organe sich in einem Geschöpf vereinigt finden. So ist es bei den Hinterkiemern und den Lungenschnecken, letztere mögen uns das besondere Beispiel in dem Genitalapparat unserer Weinbergschnecke[10] hergeben (Fig. 66). Von der Zwitterdrüse geht aus ein vielfach sich schlängelnder Zwittergang, führt zunächst in die Befruchtungstasche, in der die Befruchtung der Eier vor sich geht und setzt sich dann fort in dem Eisamenleiter (Spermovidukt), der aus dem wulstig aufgetriebenen Eileiter und dem in Form einer Rinne dem Ovidukt sich seitlich anfügenden Samenleiter besteht. Am oberen Ende mündet in den Eisamenleiter die Eiweißdrüse ein, am unteren erfolgt die Spaltung in die nunmehr getrennten männlichen und weiblichen Gänge. Erstere setzen sich dann weiterhin zusammen aus dem freien Samenleiter (Vas deferens) und dem Penis mit Retractormuskel und Flagellum, einem peitschenartigen Organ, dem die Abscheidung der Spermatophorensubstanz obliegt; die weiblichen Gänge aus geschlossenem Oviduktkanal, der das langgestielte Receptaculum seminis aufnimmt, und aus Vagina, die als seitliche Anhänge die fingerförmigen Drüsen und den Liebespfeilsack, ein geschlechtliches Reizorgan, trägt. Beide Geschlechtswege münden dann endlich durch einen gemeinsamen Vorraum (Vestibulum) hindurch nach außen.

Von neuem lehrt uns dies Beispiel der Weinbergschnecke in Vergleich gesetzt zu Nerita, wie Zwitterorganisation sich keine besonderen, ihr eigenen Ver-

hältnisse schafft, sondern nur die verwandter gonochoristischer Typen kombiniert zeigt. Jedes andere Beispiel täte das gleiche. Wir lernten oben (S. 51, Fig. 44) die Zwittergonade eines Isopoden, der Cymothoa, kennen, bestehend jederseits aus drei Hodenbläschen und einem Ovarialschlauch, die getrenntgeschlechtlichen Isopoden tragen stets als Männchen in ihrem Körper drei Paar Spermarien, als Weibchen ein Paar Ovarien. Beides zusammengenommen

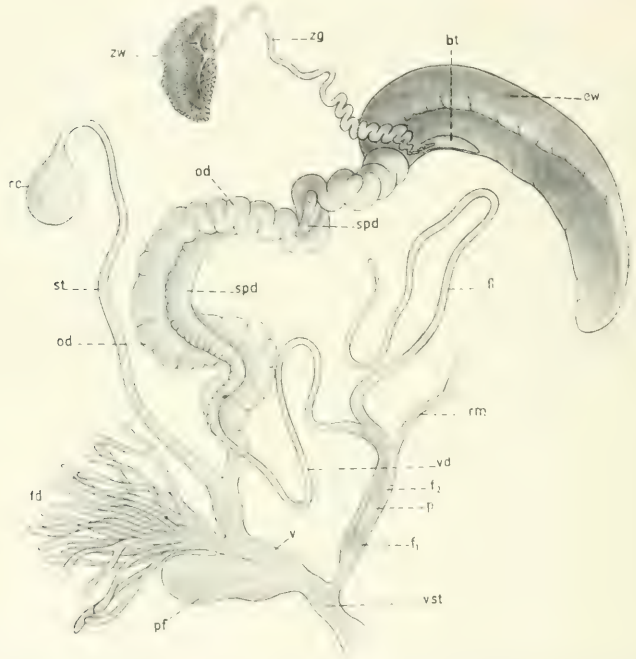


Fig. 66. Übersichtsbild des gesamten zwittrigen Genitalapparates einer Weinbergschnecke (Helix pomatia). (Aus Meisenheimer, 1912[10].) bt Befruchtungstasche, ew Eiweißdrüse, $f_{1,2}$ die beiden Falten des eingestülpten Penisrohres, fd fingerförmige Drüsen, fl Flagellum, od Eileiter, p Penis, pf Liebespfeilsack mit Liebespfeil im Innern, rc Receptaculum seminis, rm Retraktormuskel des Penis, spd Samenleiter, st Stiel des Receptaculums, v Vagina, vd freier Samenleiter, vst Vorraum, zg Zwittergang, zw Zwitterdrüse.

bildet die Zwittergonaden von Cymothoa. Der Zwitterapparat der Lysmata seticaudata (vergl. S. 51, Fig. 45) ist in allen seinen Teilen nichts anderes als die Kombination der normalen männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane getrenntgeschlechtlicher dekapoder Krebse.

Zwittertiere von der dargelegten Doppelnatur müssen ohne Zweifel unmittelbar befähigt sein, die Funktionen beider Geschlechter zu erfüllen. Sie können

das auch in nicht wenigen Fällen ohne jegliche Beschränkung zur gleichen Zeit oder in unmittelbarer Folge tun, wenn unter gleichzeitiger Reifung der beiderlei Geschlechtsprodukte dieselben zusammen entleert werden oder wenn Begattung und Eiablage zeitlich unmittelbar aufeinander folgen. So ist von einem Saugwurm, dem in der Harnblase des Frosches lebenden Polystomum integerrimum, beobachtet worden[11], wie zwei sich umschlingende Würmer (vergl. Fig. 295) die gegenseitige Begattung ausführten, dann sich voneinander lösten, Eier in größerer oder geringerer Zahl ablegten, eine erneute Begattung eingingen und diesen Wechsel wohl zwanzigmal in der Stunde wiederholen konnten. Hier fällt ganz offenbar männliche und weibliche Vollreife ohne jede Distanz zusammen, doch ist das nun keineswegs stets der Fall. Im Gegenteil, häufiger erreichen beiderlei Geschlechtsprodukte nicht gleichzeitig die Vollreife, sondern eilen die des einen Geschlechts dem anderen darin voraus (Proterogonie). Tritt zuerst männliche Vollreife ein, so spricht man von einem Vorsprung des männlichen Geschlechts oder von Proterandrie, geht die weibliche voraus, von Proterogynie. Von beiden Erscheinungen ist die weitaus häufigere

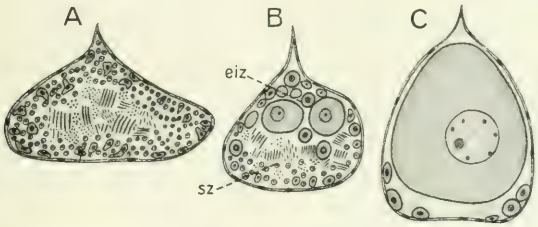


Fig. 67. Die verschiedenen Reifezustände der Gonaden von Geonemertes agricola: A männlicher, B zwittriger, C weiblicher Zustand. (Nach Coe[12].) eiz Eizellen, sz Samenzellen.

die erstere, die Proterandrie, sie sei daher zunächst durch einige möglichst charakteristische Beispiele aus ganz verschiedenen Tierklassen näher gekennzeichnet.

Ein sehr einfaches Beispiel typischer Proterandrie zeigt uns die auf den Bermudas lebende Landnemertine Geonemertes agricola[12]. Bei kleinen Individuen findet man die bläschenförmigen Gonaden zum Platzen prall erfüllt von Spermatozoen aller Reifestadien (Fig. 67 A), sie sind also reine Spermarien; späterhin werden die Samenelemente zum Teil verdrängt durch heranwachsende Eizellen (Fig. 67 B), aus dem Spermarium ist eine Zwittergonade geworden; und bei mittelgroßen bis großen Würmern enthalten die Gonaden nur noch Eizellen (Fig. 67 C), sie sind in der letzten Phase zu rein weiblichen Ovarien geworden. Komplizierter wird dieser einfache Entwicklungsgang dadurch, daß die zahlreichen Gonadensäckchen eines Einzeltieres in der Herausbildung dieser Phasen ziemlich unabhängig voneinander sich zeigen, gelegentlich lassen sich alle drei Phasen zur gleichen Zeit an den Gonaden eines Tieres feststellen.

Als zweites Beispiel sei herausgegriffen eine zwittrige Holothurie, die Cucumaria laevigata[13]. Die unpaare Gonade der Holothurien besteht aus zahlreichen, büschelförmig in die Leibeshöhle hineinhängenden Schläuchen, die alle der sogenannten Genitalbasis, dem erweiterten inneren Endabschnitt des einfachen Ausführganges aufsitzen. Hier bei Cucumaria laevigata (Fig. 68) sind die Gonadenschläuche zweizeilig angeordnet, findet zugleich eine fortgesetzte Neubildung derselben vom Vorderende aus statt, liegen mithin die kleinsten und jüngsten Schläuche an dieser Stelle, die größeren und älteren weiter hinten. Bei Tieren von zwanzig Millimeter Länge enthalten alle Gonadenschläuche ein jugendliches Keimmaterial von überwiegend weiblichem Gepräge (Fig. 68A). Erst bei Tieren von fünfundzwanzig Millimeter Länge an beginnt die geschlechtliche Reife innerhalb der Gonadenschläuche sich vorzubereiten,

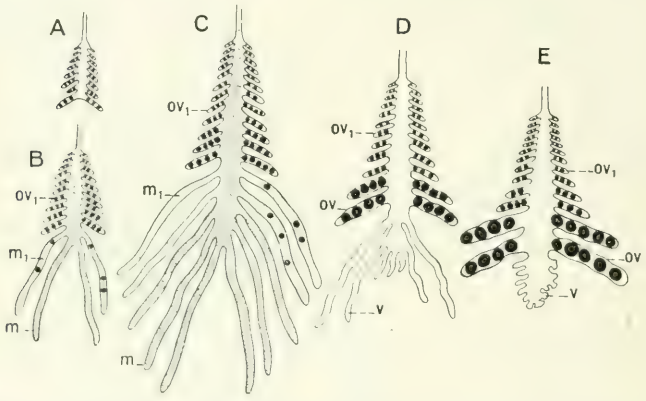


Fig. 68. Die verschiedenen Reifezustände innerhalb der Zwittergonade von Cucumaria laevigata: A indifferenter jugendlicher Zustand, C männliche, E weibliche Vollreife, B und D Übergangszustände. (Nach Ackermann[13].) m männliche Gonadenschläuche, m_1 vorwiegend männliche Schläuche der Übergangszustände, ov rein weibliche Schläuche, ov_1 Schläuche vorwiegend weiblichen Charakters, v in Rückbildung begriffene verbrauchte Gonadenschläuche.

es bilden die hintersten, lang auswachsenden Schläuche unter Zerstörung der in der Anlage vorhandenen jugendlichen Eizellen massenhaft Samenelemente aus und sind schließlich von reifen Samenfäden völlig erfüllt (Fig. 68B). Bei Tieren von fünfundvierzig Millimeter Länge hat der Zustand männlicher Reife seinen Höhepunkt mit zahlreichen langen Hodenschläuchen erreicht (Fig. 68C), und es beginnt danach alsbald ein Rückbildungsprozeß. Der Samen wird nach außen entleert, die leeren männlichen Hodenschläuche werden resorbiert und es lassen die davor gelegenen noch undifferenzierten Gonadenschläuche Eizellen sich entwickeln (Fig. 68D), deren starkes Heranwachsen dann schließlich zur weiblichen Vollreife führt (Fig. 68E), wie man sie nur bei größeren und älteren

Tieren antrifft. Sind auch die reifen Eier zur Ablage gekommen, so ist damit eine Geschlechtsperiode zum Abschluß gelangt; eine neue kann sich anschließen, einsetzend mit der erneuten Ausbildung von Hodenschläuchen und im gleichen cyclischen Rhythmus sich vollendend. Tiere von fünfundachtzig Millimeter Länge können wieder vollreife reine Männchen sein. Schärfer als in dem ersten Beispiel von der Landnemertine sind hier die beiden geschlechtlichen Phasen geschieden, der Zwitterorganismus spaltet sich förmlich in zwei getrennt funktionierende Geschlechter. Andere zwittrige Holothurien scheinen ähnliches aufzuweisen, auch bei der Mesothuria intestinalis hat man eine abwechselnde geschlechtliche Reife der bündelartig zusammengeschlossenen Gonadenschläuche beobachtet[14].

Und dann ein drittes Beispiel, den Repräsentanten der zwittrigen Cyclostomen oder Rundmäuler, Myxine glutinosa[15]. Die Gonade bildet ein langes dünnes, am Darm befestigtes Band, sie enthält stets in ihrer größeren vorderen Hälfte die Elemente eines Ovariums, im hinteren Abschnitt die eines Spermariums. Zunächst tritt letzteres bei jugendlichen Fischen von achtundzwanzig bis zweiunddreißig Zentimeter Länge in seine Vollreife ein, es erscheint dann an seinem freien verdickten Rande gelappt, von Ansehen milchweiß durch die sein Inneres erfüllenden Spermatozoen, während das vordere Ovarialband noch ganz zurücktritt (Fig. 69A). Bei ausgewachsenen Fischen von etwa fünfunddreißig Zentimeter Länge sieht dagegen dann die Gonade ganz anders aus (Fig. 69B), da ist jetzt umgekehrt das Spermarium zu einem ganz unscheinbaren Anhängsel des überaus mächtig entwickelten Ovariums geworden und dessen Vollreife dokumentiert sich aufs deutlichste durch die zahlreichen großen längsovalen Eier, die an seinem freien Rande aufgereiht sind.

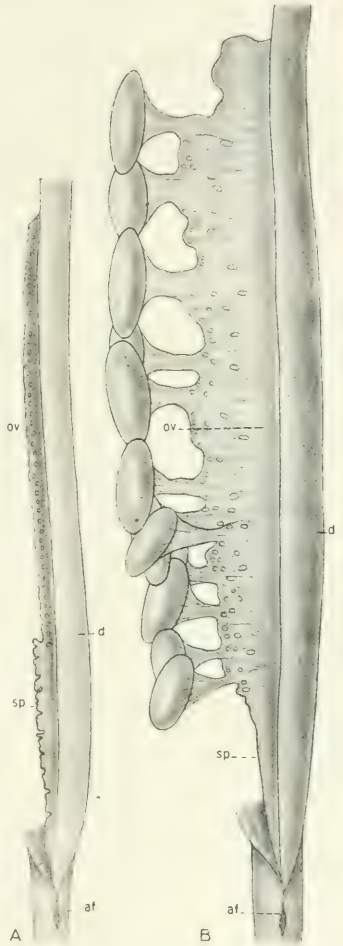


Fig. 69. Zwittergonade von Myxine glutinosa: A im Zustand der männnlichen, B der weiblichen Reife. (Nach Nansen[15].) af After, d Darm, ov Ovarium, sp Spermarium.

Proterandrie ist allenthalben bei zwittrigen Organismen anzutreffen, sie ist vorherrschend bei der Mehrzahl der Strudelwürmer, wenn auch hier die Tätigkeit des Spermariums sich häufig weit in die weibliche Vollreife hinein erstreckt, sie nimmt außerordentlich scharf ausgeprägte Formen an bei den Bandwürmern, findet sich bei der großen Mehrzahl der zwittrigen Schnecken, bei Lungenschnecken und Hinterkiemern (die in Fig. 62 wiedergegebene Zwittergonade eines Pteropoden steht auf dem Stadium der männlichen Vollreife), Proterandrie ist Regel bei der Mehrzahl der Manteltiere. Der umgekehrte Fall, daß die weibliche Reife der männlichen vorausgeht, ist sehr viel seltener, indessen sehr wohl möglich und realisiert. Proterogynie ist beispielsweise beschrieben von einer zwittrigen Holothurie, von der Synapta inhaerens[16], in deren zwittrigen Gonadenschläuchen zunächst die Eier reifen und ausgestoßen werden und dann

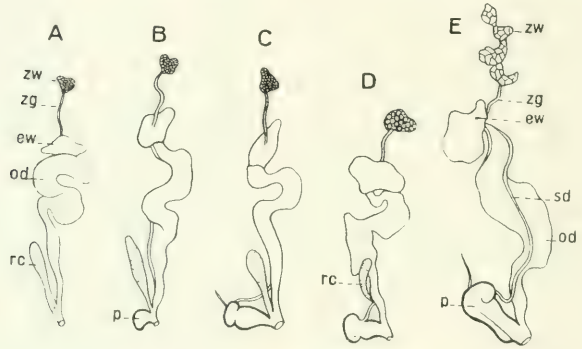


Fig. 70. Die Aufeinanderfolge der geschlechtlichen Entwicklungsphasen von Agriolimax laevis: A rein weiblicher Zustand, B—D zwittrige Zwischenstufen, E männlicher Reifezustand. (Nach Babor[18].) ew Eiweißdrüse, od Eileiter, p Penis, rc Receptaculum seminis, sd Samenleiter, zg Zwittergang, zw Gonade als Zwitterdrüse.

erst die Reifung und Entleerung der Samenfäden nachfolgt. Das wiederholt sich in einer Reihe aufeinander folgender Geschlechtsperioden. Als ganz seltene Ausnahme tritt unter den Bandwürmern die in Wasservögeln schmarotzende Schistotaenia macrorhyncha zuerst in die weibliche Reife ein, insofern ihre vorderen jüngeren Proglottiden stets weibliche, ihre hinteren älteren Proglottiden männliche Funktionen ausüben[17]. Ausgesprochensten proterogynen Charakter zeigt unter den Schnecken eine Ackerschnecke, Agriolimax laevis[18], was um so auffallender ist, als ihre nächsten Gattungsgenossen, wie Agriolimax agrestis und melanocephalus, durchaus proterandrisch sich verhalten. Die geschlechtlichen Zustände lassen sich hier besonders klar an dem Entwicklungsgrad der Genitalwege erkennen. Jugendliche Tiere von höchstens zwei Zentimeter Länge tragen stets rein weibliche Geschlechtsorgane (Fig. 70A), ihre kleine dunkel gefärbte Gonade enthält fast nur Eizellen, von den Geschlechtsgängen und deren

Anhangsgebilden sind nur die weiblichen Teile entwickelt, Eiweißdrüse, Eileiter und Receptaculum seminis. Im Verlaufe des weiteren Wachstums beginnt allmählich ein männliches Begattungsglied mit seinen Anhängen sich herauszubilden (Fig. 70B—D), während gleichzeitig das Receptaculum sich zurückbildet und schließlich ganz schwindet. Bei sehr großen, vier Zentimeter langen Tieren funktioniert der Geschlechtsapparat rein männlich (Fig. 70E), der Penis ist in allen seinen Teilen wohl entwickelt, der Samenleiter, der auf den früheren Stadien ganz fehlte, ist nun vorhanden, die große blasse Gonade enthält ausschließlich männliche Geschlechtsprodukte. Vom weiblichen Apparat sind wohl Eiweißdrüse und Eileiter noch gegenwärtig, aber außer Funktion gesetzt. Aus dem rein weiblichen Zustand ist über eine Reihe zwittriger Stufen hinweg ein männlicher hervorgegangen. Neben diesem Agriolimax laevis sind es unter den Schnecken nur noch die Malacolimax-Arten, welche gleiche Entwicklungscyclen durchlaufen.

Proterogynen Hermaphroditismus zeigt die zwittrige Art eines entoprocten Bryozoengenus, Loxosoma davenporti[19], proterogyn erweisen sich unter den Manteltieren manche Pyrosoma-Arten, wie beispielsweise verticillatum[20], insofern als bei ihnen wohl die vier primären Ausgangsindividuen (Ascidiozooide) des Stockes proterandrisch sind, die beiden nächstfolgenden Generationen beiderlei Geschlechtsprodukte gleichzeitig zur Reife bringen, die noch späteren Generationen aber in der Eientwicklung der Samenbildung weit vorauseilen. Die gleiche Klasse der Manteltiere weist dann aber wohl auch die einzige Tiergruppe auf, bei welcher Proterogynie allein herrschendes Prinzip des sexuellen Entwicklungscyclus darstellt, das sind die Salpen[21]. Die Vorgänge laufen hier überall derart ab, wie sie uns in typischster Form etwa Doliolum veranschaulichen kann[22]. Der Genitalapparat im Inneren des tonnenförmigen, von neun Muskelreifen umspannten Körpers ist sehr einfach gebaut, er besteht aus unpaarem Ovarium und Spermarium, die sich beide nebeneinander in die Kloakenhöhle öffnen. Auf jugendlichen Stadien (Fig. 71A) bildet zu einer Zeit, wo das säckchenförmige Ovarium sich der Reife zu nähern beginnt, das Spermarium einen im Bereiche des dritten Muskelreifes gelegenen keulenförmigen Körper, an den sich ein langer dünner Ausführgang anschließt. Auf den nächstfolgenden Stadien (Fig. 71B, C) bringt dann das Ovarium seine wenigen Eier zur vollen Reife und entleert sie nach außen, in dieser Zeit beginnt auch der Hodenschlauch allmählich heranzuwachsen und anzuschwellen, sein Inneres aber ist nur von unreifen Samenbildungszellen erfüllt. Und erst dann, wenn das Ovarium nach Entleerung seiner Eier zu einem schlaffen Säckchen zusammengeschrumpft ist (Fig. 71D), erst dann hat der Hodenschlauch seine volle Ausdehnung, die sich nun vom zweiten bis fünften Muskelreifen erstreckt, erlangt, dann treten die ersten reifen Samenfäden im Spermarium auf, ist die männliche Vollreife erreicht.

Daß im allgemeinen Proterandrie eine um so vieles häufigere Erscheinung ist als Proterogynie, hängt wohl zum Teil damit zusammen, daß im ganzen die Produktion der Samenzellen nicht den gleich hohen Kräfteverbrauch des Organismus erfordert wie die Erzeugung der Eizellen, denen zumeist ein ansehn-

licher Vorrat von Nährstoffen in Form von Dotter beigegeben werden muß, um die Ernährung des jungen Keimes während der ersten Entwicklungszeit sicherzustellen. Das macht Ansprüche, die weit eher von einem voll ausgebildeten als von einem jugendlichen Organismus erfüllt werden können. Daß freilich damit der Ursachenkomplex keineswegs erschöpfend dargetan ist, das erhellt die Tatsache der Proterogynie, das demonstrieren die Fälle, wo in mehreren aufeinander folgenden Geschlechtsperioden Proterandrie und Proterogynie in regelmäßigem Wechsel sich ablösen.

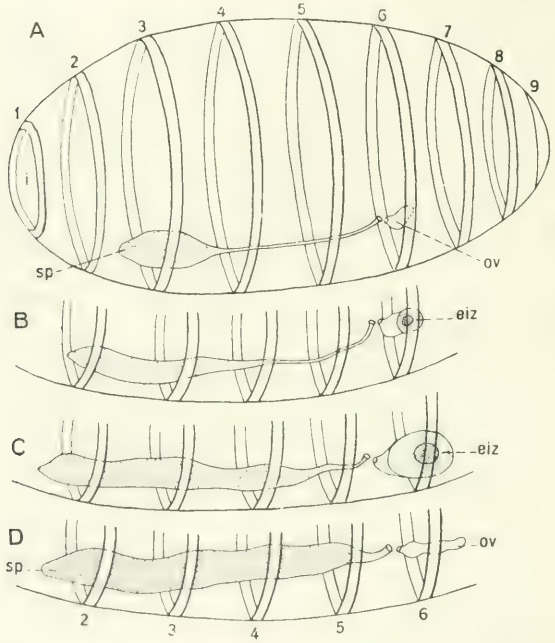


Fig. 71. Die Aufeinanderfolge der geschlechtlichen Entwicklungsphasen von Doliolum rarum. (Nach Neumann[22].) eiz reifende Eizellen, i die am Vorderende des Tieres gelegene Ingestionsöffnung, ov Ovarium, sp Spermarium, 1—9 die neun Muskelreifen.

Proterogonie übt zunächst einen wechselnden gestaltenden Einfluß auf Struktur und Form der Gonaden wie ihrer Leitungswege aus, Proterogonie kann aber noch umfassender wirken. Genau in der gleichen Weise wie bei getrennten Geschlechtern die Betätigung männlicher oder weiblicher Art das Äußere der Geschlechtsindividuen in divergierendem Sinne zu beeinflussen vermag, so kann hier die zum wenigsten auf verschiedene Lebensphasen verteilte geschlechtlich verschiedene Aktivität dem äußeren Habitus dieser Phasen ein

divergentes Gepräge verleihen. Je schärfer und je weiter beide Phasen voneinander getrennt sind, um so deutlicher tritt das hervor. Ein noch einfaches Beispiel dieser Art mögen uns die Myzostomen[23] liefern, wurmartige parasitisch an Echinodermen lebende Geschöpfe, die durch einen flach scheibenförmigen, mit borstentragenden Fußstummeln besetzten Körper gekennzeichnet sind (Fig. 73). Sie sind typischste proterandrische Zwitter. Auf eine jugendliche Periode geschlechtlicher Unreife (in dem Diagramm der Fig. 72 durch das weiße Anfangsfeld dargestellt) folgt zunächst die männliche Sexualphase, über eine Stufe beginnender Reife (weit punktiertes Feld des Diagramms) sich zur männlichen Vollreife (dicht punktiertes Feld) entfaltend. Die Ovarien verharren währenddem

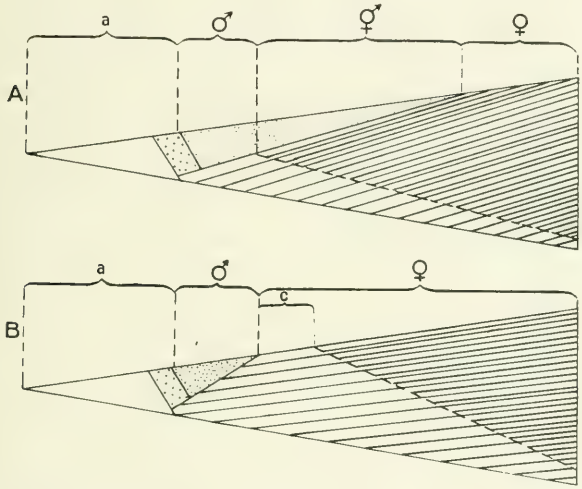


Fig. 72. Diagramme zur Erläuterung der Sexualphasen von Myzostoma: A von Myzostoma glabrum, B von M. pulvinar. (Nach Wheeler[23].) a und c Perioden geschlechtlicher Inaktivität, die übrigen Erläuterungen im Text.

noch auf einem undifferenzierten Zustand (weit gestricheltes Feld), führen aber bei ständig sich steigernder Tätigkeit schließlich gleichfalls zu dem Zustand der Vollreife (eng gestricheltes Feld). Bei manchen Myzostomen, wie etwa bei Myzostoma cirriferum und glabrum, kann weibliche Vollreife schon eintreten, ehe noch die männliche Sexualphase abgeschlossen ist, dann greifen beide Geschlechtsphasen ineinander und es sind die rein männlichen und die rein weiblichen Zustände durch ein Stadium zwittriger Konstitution miteinander verbunden (Fig. 72A). Bei anderen Formen aber, wie etwa bei dem Myzostoma pulvinar, da hat die männliche Sexualphase bereits ihren vollen Abschluß gefunden, ehe die weibliche Vollreife einsetzt und nun sind beide Perioden ge-

schlechtlicher Betätigung durch eine solche völliger sexueller Inaktivität voneinander geschieden (Fig. 72B). Das heißt aber nichts anderes, als daß uns ein und dasselbe Individuum von Myzostoma pulvinar in jugendlichem Alter als reines Männchen, in späterem als reines Weibchen entgegentreten muß. Und noch mehr. Es gilt das nicht mehr allein für die Zustände der inneren Organisation, es prägt sich das auch aus in der äußeren Gestaltung der beiden Lebensstufen. Da ist das männlich sich betätigende Jugendstadium (Fig. 73B) winzig klein und mit wohl entwickelten Fußstummeln versehen. Es muß sich seine Beweglichkeit bewahren, um das viel größere, plumpe und unbeholfene, als Schmarotzer auf seinem Wirtstier fixierte weibliche Altersstadium (Fig. 73A) aufzusuchen, sich an dessen hinterem Körperende festzuheften und hier die Befruchtung der Eier zu vollziehen. Leicht könnte man jetzt sich veranlaßt sehen, beide Sexualphasen als zwei getrennte Geschlechter aufzufassen, einem freibeweglichen Zwergmännchen gegenüberzustellen ein durch massenhafte Eierproduktion zu einem unförmlichen Sack angeschwollenes Weibchen. Das ist auch gar nicht so selten geschehen[24], oder man hat die Zwergmännchen als „Ergänzungsmännchen" neben Weibchen zwittriger Konstitution angesprochen[25]. Es ist aber in Wirklichkeit die Selbständigkeit dieser Zwergmännchen nur vorgetäuscht durch die in zeitlichem Auftreten und äußerem Aussehen so sehr weit voneinander geschiedenen Sexualphasen des gleichen Zwittertieres. Immerhin könnte man sich sehr wohl vorstellen, wie eine noch weitergehende Isolierung beider Phasen, verbunden mit der wirklichen Rückbildung und Unterdrückung eines Komponenten des zwittrigen Genitalapparates, schließlich zur Ausbildung zweier getrennter Geschlechter führen könnte. Myzostoma erscheint in diesem Zusammenhange förmlich als eine Vorstufe dessen, was wir im vorhergehenden Kapitel von der Herausbildung gonochoristischer Trematoden, bei Wedlia etwa (vergl. S. 61), kennen gelernt haben. Solche Vergleiche werden uns noch näher gelegt, wenn wir von Formen wie Myzostoma cysticolum[26] hören, daß da stets zwei Individuen von der gleichen Größen- und Gestaltsdifferenz, wie wir sie eben festgestellt haben, als männlich und weiblich funktionierende Geschlechter in eine gemeinsame Cyste eingeschlossen an den Armen von Antedon adriani leben. Eine wirkliche Geschlechtertrennung ist aber bis jetzt in keinem Fall sicher erwiesen, überall liegt proterandrisches Zwittertum zugrunde.

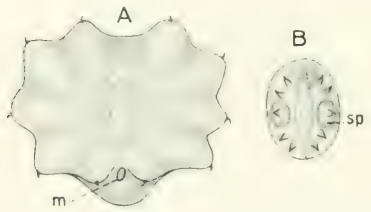


Fig. 73. Myzostoma pulvinar aus dem Darm eines Crinoiden (Antedon) in seiner weiblichen (A) und seiner männlichen (B) Sexualphase. (Nach Wheeler[23].) m ein am weiblichen Körper festgeheftetes männlich tätiges Individuum, das in B bedeutend stärker vergrößert wiedergegeben ist; sp männlicher Geschlechtsapparat.

Ganz absonderliche äußere Gestaltsverhältnisse ruft derartige Proterandrie hervor bei einer marinen Schnecke, bei der zur Prosobranchierfamilie der Calyp-

traeiden gehörenden Crepidula fornicata[27]. Da treten zunächst Männchen auf, rechterseits hinter dem Kopf einen zylindrischen eingerollten Penis tragend (Fig. 74B) und im Inneren ein von Samenfäden erfülltes Spermarium aufweisend. Erste Andeutungen einer Zwitternatur machen sich nur in vereinzelten, zwischen die Samenelemente eingestreuten Eizellen bemerkbar, diese nehmen aber bald an Zahl zu, das Spermarium wandelt sich zunächst in eine Zwittergonade um, und schließlich unter völligem Verschwinden aller Samenzellen in ein reines Ovarium. Dem entsprechen genau Veränderungen im Bereiche der äußeren Genitalwege. Der Penis an der rechten Kopfseite wird mehr und mehr zurück-

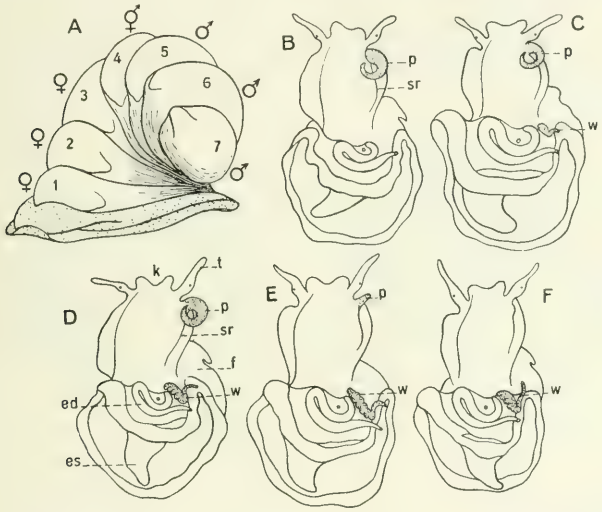


Fig. 74. Die Sexualphasen der zwittrigen Schnecke Crepidula fornicata: A einer Austernschale angeheftete Kette von sieben Schnecken, B männliches Tier, C—E zwittrige Übergangsformen, E weibliches Tier. (Nach Orton[27].) ed Enddarm, es Eingeweidesack, f Fuß, k Kopf, p Penis, sr Samenrinne, t Tentakel, w weibliche Geschlechtswege.

gebildet (Fig. 74C—E) und geht schließlich ganz verloren (Fig. 74F), dafür bilden sich fortschreitend die weiblichen Ausführgänge aus. Es wird durch diese Metamorphose der ursprünglich männliche Organismus völlig in einen weiblichen umgewandelt. Es beschränken sich aber die Veränderungen im Lebenslaufe eines solchen proterandrischen Zwitters nicht auf die Genitalsphäre, sie greifen über auf die äußere Körperform. Die männlichen Tiere sind kleine freibewegliche Schnecken, bedeckt von einer flachen Schale ziemlich regelmäßigen rundlichen Umrisses. Sie geben dieses freie Leben aber bald auf und beginnen eine sessile Lebensweise, damit setzt zugleich unter ständiger Größenzunahme die Umbildung zum weiblichen Tier ein. Die Festheftung selbst erfolgt in einer

höchst merkwürdigen Form, insofern eine Schnecke zunächst auf einer Unterlage vermittelst einer Kalkabsonderung sich befestigt und zum Weibchen wird, eine zweite folgt nach, eine dritte, vierte und noch mehr schließen sich an und so entstehen förmliche Reihen aneinander geschlossener Schnecken, von denen die unterste und größte als die zuerst fixierte und mithin älteste in der Umbildung zum Weibchen am weitesten vorgeschritten ist, die oberste und kleinste als die zuletzt hinzugekommene noch ein reines Männchen darstellt, dazwischen gefügt sind Zwitterformen (Fig. 74A). Die ursprüngliche flache Schale hat ihre Form von Grund aus verändert, sie wird durch die Fixierung völlig deformiert und bewirkt durch einseitiges Wachstum, daß die Ketten der vereinigten Schnecken bogenförmig eingekrümmt erscheinen. Das ist von Bedeutung für die unmittelbare geschlechtliche Betätigung der einzelnen Glieder des Verbandes, insofern durch diese Einkrümmung die vorderen rechtsseitigen Schalenränder und damit

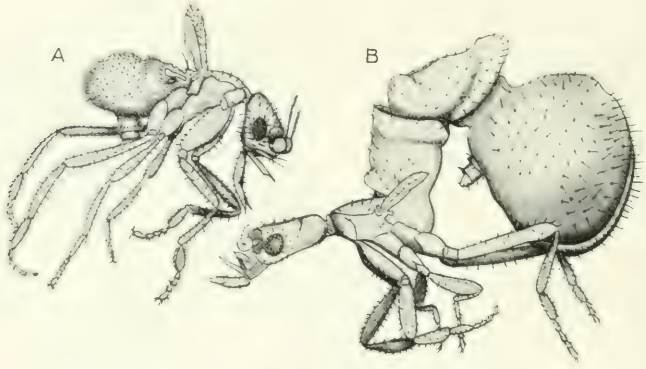


Fig. 75. Männliche (A) und weibliche (B) Sexualphase von Termitoxenia. (Nach Assmuth[28].)

auch die rechtsseitigen, die Geschlechtsöffnungen tragenden Körperflanken einander so nahe gerückt werden, daß leicht die oben sitzenden Männchen jedes der darunterliegenden Weibchen durch Einführung des Penis in deren nahe Vagina begatten können. Das äußere Aussehen der beiden Sexualphasen ist am Anfang und Ende des Lebenscyclus dieser Schnecken so verschieden, daß man sie bis in die neuere Zeit hinein durchaus als getrennte Geschlechter betrachtete, aber was für diese eine Crepidula-Art sicher nachgewiesen ist, das mag wohl auch für die übrigen Geltung haben.

Ein drittes Beispiel führe uns wieder in eine andere Tierklasse. Wir haben im vorigen Kapitel (S. 52) bereits den isolierten Fall einer zwittrigen Fliege in Termitoxenia kennen gelernt[28]. Zur Familie der Phoriden gehörig ist diese Fliege, die im Inneren von Termitennestern lebt, wo sie deren Bewohner ansticht

und aussaugt, allgemein gekennzeichnet durch die zu einfachen Thoracalanhängen zurückgebildeten Flügeln. Sie tritt aber ferner in zwei äußerlich aufs schärfste geschiedenen Sexualformen auf, in einer männlichen Form (Fig. 75 A) mit kleinem Hinterleib, zarter Chitinhaut, schwächlicher Abdominalmuskulatur, und in einer weiblichen (Fig. 75 B) mit einem mächtig aufgetriebenen Abdomen, kräftiger Chitinkutikula, stark entwickelter Muskulatur. Man möchte sagen, daß der jugendliche, fast noch schwächliche Körper nur zur Produktion der Samenelemente ausreicht, die Hervorbringung der dotterreichen Eier dagegen einem sehr viel stärkeren, von Nährstoffen übersättigten Organismus vorbehalten bleibt. Und das führt dann zu solchem Dimorphismus im Äußeren ein und desselben Geschöpfes.

Das führt weiter zu Äußerstem, zu sexuellem Dimorphismus, wie er selbst bei wirklich getrenntgeschlechtlichen Formen im Gegensatz von Männchen und Weibchen kaum stärker ausgeprägt sein kann. Schönste Beispiele dieser Art liefern uns die zwittrigen Isopoden aus der Familie der Liriopsiden[29], etwa die Danalia curvata. Die ausschwärmende junge Larve befindet sich auf dem sog. Epicaridiumstadium (Fig. 76 A), ist mit wohlentwickelten Extremitäten und stechenden Mundwerkzeugen ausgestattet, sucht pelagisch lebende Copepoden auf, heftet sich an diesen mit ihren Klammerfüßen fest und nährt sich von deren Leibessäften. Mehrere Häutungen führen den Larvenkörper in eine ganz neue Gestalt über, in das Cryptonisciumstadium (Fig. 76 B), das sich durch seinen langgestreckten Körper, durch Schwimmfüße und große Augen von dem früheren Larvenstadium unterscheidet. Es ist das Stadium der männlichen Voll-

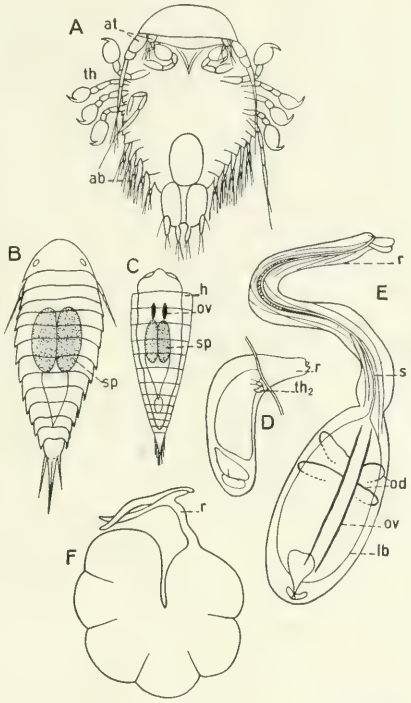


Fig. 76. Herausbildung der verschiedenen Sexualphasen von Danalia curvata: A Epicaridiumlarve von der Ventralseite (1.0mal vergr.), B reifes Vollmännchen (Cryptonisciumstadium) von der Dorsalseite (40mal vergr.), C und D Übergangsphasen in Häutung (C) und Festheftung (D), E junges weibliches Stadium (20mal vergr.), F erwachsenes Vollweibchen (6mal vergr.). (Nach Caullery[29].) ab Abdominalextremitäten, at Antennen, h abgeworfene Larvenhaut, lb Leber, od Eileiter, ov Ovarium, r Rüssel, s Speiseröhre, sp Spermarium, th Thoracalextremitäten.

reife, in seinem Inneren liegen die großen, in voller Tätigkeit begriffenen Spermarien. Es erfüllt die Funktionen seiner Geschlechtsphase, indem es ein älteres Individuum weiblicher Vollreife aufsucht und an diesem die Begattung vollzieht. Ist das geschehen, so wird ein neues Wirtstier ganz anderer Art aufgespürt, nämlich die der Krebsfamilie der Rhizocephalen angehörige Sacculina. Letztere schmarotzt selbst in einem dritten Krebstier, in einem Taschenkrebs der Gattung Inachus, dessen ganzen inneren Körper die Sacculina mit einem Wurzelgeflecht durchzieht. Das Cryptoniscium-Männchen macht sich einen solchen, von einer Sacculina befallenen Taschenkrebs ausfindig, heftet sich an ihm mit zwei hakenförmig umgestalteten Thoracalbeinen fest, wirft mit einer Häutung alle übrigen Extremitäten ab, verliert jede Spur einer Segmentierung und wird zu einem kleinen Sack, der alsbald einen rüsselförmigen, mit Zähnchen besetzten Fortsatz in die Haut des Taschenkrebses vorzutreiben beginnt (Fig. 76C, D). Der Fortsatz wächst als Rüssel lang aus, senkt sich tief in den Leibesraum des Taschenkrebses ein, bis er das Wurzelgeflecht der Sacculina erreicht hat, saugt sich an dieses an und entnimmt ihm die Nährsäfte für den eigenen Körper. Dieser selbst ist jetzt gegenüber dem Cryptoniscium-stadium ganz verändert. Er besteht aus dem Rüssel und einem ansitzenden schlauchförmigen Rumpf (Fig. 76E), es ist verloren gegangen die gesamte Muskulatur jenes freibeweglichen männlichen Stadiums, es schwinden die Augen, es ergreifen Auflösungsprozesse das Nervensystem und nur der Darmkanal hat unter Ausbildung enormer Lebersäcke eine Weiterbildung erfahren. Es sind endlich einer völligen Auflösung anheimgefallen die Spermarien und dafür wachsen die bereits in den reifen Männchen vorhandenen weiblichen Gonadenanlagen (Fig. 76C) aus zu langen bandförmigen Ovarien, von denen jederseits zwei Eileiter abgehen (Fig. 76E). Dieser langberüsselte schlauchförmige Sack stellt also ganz offenbar den Zustand der weiblichen Sexualphase dar. Er ist mit seinen Umgestaltungen noch nicht zu Ende. Wenn die Eiablage einsetzt, entwickelt sich im Inneren des weiblichen Körpers ein besonderer Brutraum zur Aufnahme der Eier und dieser nimmt schließlich solchen Umfang an, daß er die Eingeweide völlig zurückdrängt und das Ganze zu einem gestielten, U-förmig gekrümmten und aufgetriebenen Sack macht (Fig. 18F). Es sind also gewaltige Gegensätze äußerer und innerer Körpergestaltung, die sich hier in männlicher Anfangs- und weiblicher Endphase desselben zwittrigen Geschöpfes gegenüberstehen, die Gegensätze werden noch verstärkt durch ungeheure Größenunterschiede, insofern das frei bewegliche jugendliche Männchenstadium kaum einen Millimeter groß ist, das fixierte plumpe weibliche Stadium bis zu einer Größe von dreizehn Millimetern heranwachsen kann. Die Liriopsiden stehen in diesem absonderlichen Verhalten nicht allein, es bieten unter anderen die verwandten, auf Balaniden schmarotzenden Hemioniscidеn ganz ähnliches proterandrisches Zwittertum, verbunden mit stärkstem Dimorphismus beider Sexualphasen[30].

Alle diese Besonderheiten, welche männliche und weibliche Geschlechtsphase in ihrem Aussehen voneinander scheiden, stehen in engstem Zusammenhang mit der geschlechtlichen Betätigung der jeweiligen Phase. Dem männlich

funktionierenden Geschöpf muß die freie Beweglichkeit zum Aufsuchen der Weibchen gewahrt bleiben, und dieser weiblich gewordene Organismus gestaltet sich um in Rücksicht auf die Aufgaben der Eierproduktion oder der Brutpflege. Es verhalten sich die beiden Phasen des gleichen Individuums also, um es nochmals zu sagen, so wie zwei getrennte Geschlechter; und ganz so, wie bei diesen letzteren neben derartigen, leicht deutbaren Sonderbildungen andere auftreten, die dem Verständnis nicht so ohne weiteres zugänglich sind, die wir als geschlechtliche Verschiedenheiten schlechthin verzeichnen müssen, so ist es auch hier bei proterogonen Zwittern. Wenn beispielsweise bei einem kleinen proterandrischen zwittrigen Anneliden des Golfes von Neapel, bei Raphidrilus nemasoma[31], während der männlichen Sexualphase am fünften bis achten Körpersegment zwischen den im übrigen langen und dünnen Borsten eigenartige kurze, leicht sichelartig gekrümmte Borstengebilde auftreten, die der weiblichen Phase völlig abgehen, so ist schwer zu sagen, was diese Borsten für die männliche

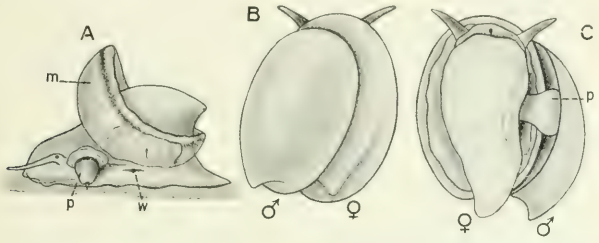


Fig. 77. Paarung von Ancylus fluviatilis: A kriechende Schnecke, von der linken Seite, mit emporgeschlagenem Mantelrand, B zwei vereinigte Tiere vom Rücken her gesehen, C desgleichen in der Ansicht von unten. (Nach DE LACAZE-DUTHIERS[32].) m Mantelfalte, p Penis, w weibliche Geschlechtsöffnung.

Geschlechtsbetätigung bedeuten (vergl. Fig. 639). Sogar Färbungsdifferenzen können auftreten, das zeigt der oben bereits besprochene Agriolimax laevis[18], der in seiner ersten weiblichen Sexualphase als dunkelbraune bis schwarze Schnecke sich zeigt, später auf der nachfolgenden männlichen Phase dagegen hell gelblich weiß gefärbt ist.

Ein Zwittertier enthält in sich zugleich die beiderlei Zeugungselemente, deren Zusammenwirken einen neuen Organismus schafft, Eizellen und Samenzellen. Es müßte ein solches Geschöpf also auch befähigt sein, aus sich heraus unter ausschließlicher Verwendung der von ihm selbst erzeugten Geschlechtsprodukte einem neuen Individuum den Ursprung zu geben. Das geschieht aber nun ganz offenbar in der Regel nicht, überall da nicht, wo auch diese Zwittertiere eine wirkliche Begattung eingehen. Es kann diese Begattung zunächst derart erfolgen, daß von zwei sich vereinigenden Tieren das eine ausschließlich als Männchen, das andere als Weibchen agiert. Klar läßt das beispielsweise die Begattung einer durchaus zwittrigen, wasserlebenden Lungen-

schnecke, des Ancylus fluviatilis, erkennen[32]. Die äußeren Geschlechtsöffnungen liegen bei dieser linksgewundenen Schnecke auf der linken Seite (Fig. 77 A), weiter vorn unmittelbar hinter dem linken Tentakel die männliche Öffnung, aus welcher der kegelförmig verjüngte, in eine scharfe Spitze auslaufende Penis weit vorgestreckt werden kann, dahinter die weibliche, die ganz von der Mantelfalte überdeckt ist. Bei der Paarung setzt sich eine männlich sich fühlende Schnecke auf den Rücken einer zweiten (Fig. 77 B), beide neigen einander die linken Ränder ihrer flachen Schalen zu, worauf die obere Schnecke ihren ausgestülpten Penis zwischen Fuß und Mantel der unteren einzuschieben beginnt, bis, häufig erst nach längerem Suchen und Tasten, die zur Papille sich vorwölbende weibliche Geschlechtsöffnung gefunden ist und in ihr alsdann die Spitze des Penis fixiert wird (Fig. 77 C). In dieser Lage verharren die Tiere während des ganzen Aktes der Samenübertragung, das obere fungiert nur als Männchen,

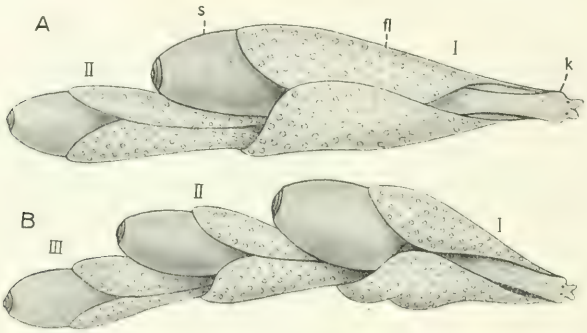


Fig. 78. Paarung von Acera bullata: A einfaches Paar, B Kettenbildung. (Nach Legendre[33], ergänzt nach Meyer und Möbius[35].) fl über den Körper emporgeschlagene Fußfalte, k Kopf, s Schale.

das untere nur als Weibchen. Zu einer anderen Zeit, mit einem anderen Partner, kann dann das nämliche bisherige Männchen seinerseits zum Weibchen sich hergeben.

Dieser scheinbar fast willkürliche Wechsel zwischen männlicher und weiblicher Betätigung tritt in einer schlechterdings nicht mehr zu übertreffenden Form in die äußere Erscheinung bei einigen anderen Schnecken, bei marinen Opisthobranchiern der Gattungen Acera[33] und Aplysia[31]. Acera bullata (Fig. 78) trägt eine eiförmige hornartige Schale, welche zum größeren Teile von mächtigen seitlichen Hautlappen, Verbreiterungen des Fußes (Parapodien), überdeckt wird. Vor der Paarung nähert sich einer ersten Schnecke, die durch Lüften des rechten Parapodiums ausgesprochen als Weibchen sich gebärdet, eine zweite, dringt von hinten her mit ihren Kopf unter die rechte Fußfalte jenes Tieres ein, wendet unter Drehung des Kopfes ihren auf der rechten Kopf-

seite gelegenen Penis der gleichfalls rechterseits gelegenen Vaginalöffnung des als Weibchen sich darbietenden Partners zu und führt das vorgestülpte Begattungsglied ein. Die Vorgänge selbst sind von außen nicht sichtbar, da sich das alles innerhalb der Fußfalten des weiblich funktionierenden Tieres abspielt (Fig. 78A). Die Tiere bleiben so etwa fünfzehn bis fünfundzwanzig Minuten vereinigt, um sich dann wieder zu lösen. Nicht selten aber nähert sich dem Paare noch während seiner Vereinigung eine dritte Schnecke, schiebt ihren Vorderkörper unter die Fußfalte der zweiten und vollzieht an ihm den gleichen Begattungsakt, dabei jetzt das bisher als Männchen agierende Tier seinerseits als Weibchen benutzend (Fig. 78B). Und das kann sich durch Hinzukommen und Anreihen neuer Tiere fortsetzen, so daß Ketten von vier und bei Aplysien gar von sechs Individuen beobachtet werden konnten, von denen das vorderste nur als Weibchen, das hinterste nur als Männchen, die dazwischen befindlichen gleichzeitig als beide Geschlechter, befruchtend und empfangend, tätig waren. Es sei hinzugefügt, daß eine ebensolche, ja noch sehr bedeutend viel umfangreichere Kettenbildung sich paarender Schnecken des weiteren bei einer Lungenschnecke des Süßwassers, bei Limnaeus, wiederholt zur Beobachtung gelangt ist[36], die Beziehungen im einzelnen waren dabei genau die gleichen.

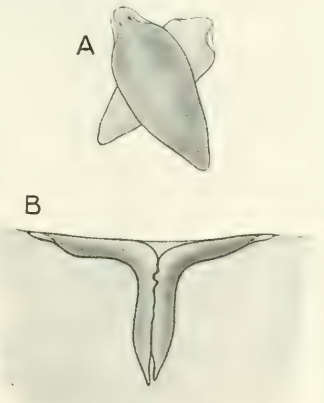


Fig. 79. Zwei verschiedene Paarungsstellungen eines Strudelwurms, Bothromesostoma personatum. (Nach Brinkmann[37].)

Am strengsten ist einseitige Begattung, mit einseitiger männlicher oder weiblicher Geschlechtsbetätigung, überall da direkt geboten, wo hochgradige Proterogonie die Verwendung des Geschlechtsapparates auf einer gegebenen Altersstufe nur in einem Sinne zuläßt. Wo das aber nicht der Fall ist, da bildet einseitige Begattung den selteneren Ausnahmefall, da tritt an ihre Stelle die wechselseitige Begattung, bei der die beiden Partner sich gegenseitig zugleich als Männchen und als Weibchen dienen. Die äußeren Vorgänge sind dabei überall im wesentlichen die gleichen. Beide Tiere suchen eine derartige gegenseitige Lage zu gewinnen, daß ihrer beider männliche und weibliche Geschlechtsöffnungen einander gegenüber zu liegen kommen, worauf dann eine wechselweise Einführung der männlichen Begattungsglieder in die weiblichen Geschlechtswege erfolgt. Die Stellung der Partner zueinander kann dabei eine unendlich mannigfache sein, wir finden gekreuzte oder Parallellagerung der Körper, loses Nebeneinander oder enge Verschlingung, die gleichnamigen Körperenden einander zu oder voneinander abgewendet, das alles sind tatsächlich verwirklichte Möglichkeiten, wie sie einige Figuren besser als lange Beschreibungen dartun können. Fig. 79

zeigt uns zwei verschiedene Paarungsstellungen von dem gleichen Strudelwurm, einmal in gekreuzter gegenseitiger Körperlage, ein zweites Mal in paralleler Lagerung der Hinterenden und divergierender Richtung der an der Wasseroberfläche fixierten Vorderkörper, womit aber die Mannigfaltigkeit möglicher Stellungen noch lange nicht erschöpft ist[38]. Fig. 80 führt uns drei grundververschiedene Stellungen dreier verschiedener Hinterkiemer vor, einmal ein senkrecht im Wasser schwebendes Paar von Clione limacina, einem Pteropoden,

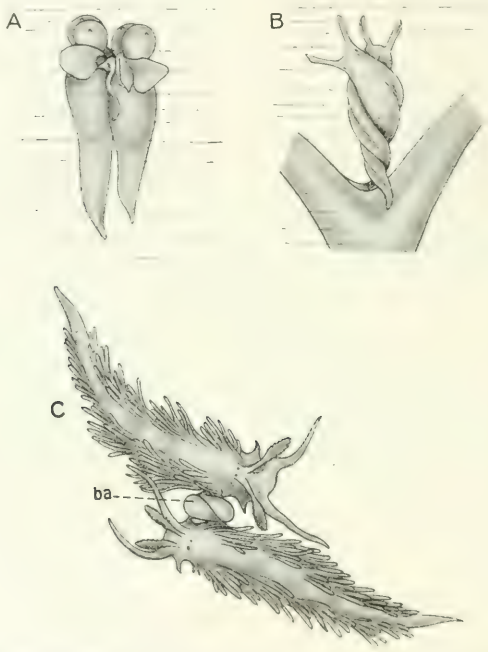


Fig. 80. Paarungsstellungen verschiedener Hinterkiemer: A von Clione limacina, B von Elysia viridis, C von Eolis coronata. (A nach Boas[39], B und C nach Hecht[40].) ba vorgestülpte Begattungsorgane.

dann zwei spiralig umeinander gerollte Tiere von Elysia viridis und drittens endlich zwei nebeneinander gelagerte, aber mit den Köpfen entgegengesetzt orientierte Tiere von Eolis coronata. Fig. 81 läßt uns die eigenartig steil aufgereckte Körperhaltung zweier in Kopula begriffener Weinbergschnecken erkennen.

In allen Stellungen wird das gleiche erstrebt und erreicht, die wechselseitige Vereinigung männlicher und weiblicher Begattungsteile. Wie sich das

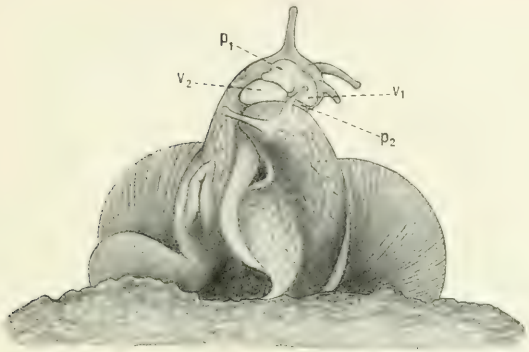


Fig. 81. Paarungsstellung der Weinbergschnecke (Helix pomatia). (Nach MEISENHEIMER[41].) pv orgestülptes männliches Begattungsglied, v vorgestülpte Vagina.

vollzieht, das möge uns zunächst als Beispiel ein rhabdocoeler Strudelwurm demonstrieren[42]. Nachdem die beiden Tiere sich bäuchlings aneinander gelegt haben, werden durch Vorstülpung des Atriums (vergl. dazu S. 76) männliche und weibliche Endorgane frei an die Oberfläche des Körpers verlagert und nun können ungehindert die sich entfaltenden, mit Stacheln besetzten Begattungsglieder in die weiblichen Geschlechtswege der Bursa copulatrix wechselweise eindringen (Fig. 82), worauf dann die Entleerung des Spermas in die Enderweiterung der Bursa hinein erfolgt. Sehr anschaulich zeigt uns diesen letzteren Vorgang der wechselweisen Entladung des Spermas ein Bild von der Paarung eines Trematoden (Fig. 83), wo beide Tiere mit gleichgerichteten Vorderenden sich unmittelbar nebeneinander legen, ihre sich kreuzenden keulenförmigen Begattungsglieder wechselseitig in den vaginalen Endabschnitt des Uterus einführen und Massen von Sperma in dessen zum Empfangen erweiterten Raum ergießen[43]. Da bei den Plattwürmern die Paarungs-

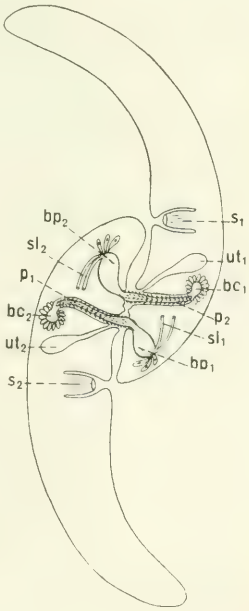


Fig. 82. Lagerung der Organe bei der wechselseitigen Begattung von Opistoma pallidum. (Nach BRINKMANN[37].) bc Begattungstasche, bp bulbusartiger muskulöser Teil des männlichen Begattungsgliedes, p vorgestülpter Teil des männlichen Begattungsgliedes, s Schlund, sl Samenleiter, ut Uterus. Die Zahlen geben die Zugehörigkeit zum einen oder zum anderen Individuum an.

stellung als solche, wie oben gesagt, eine sehr wechselnde sein kann, so liegen häufig die beiderlei entsprechenden Geschlechtsöffnungen einander nicht genau gegenüber, dann sieht man, wie es häufig bei Süßwasserplanarien beobachtet worden ist[41], die langen sehr beweglichen Penisschläuche erst nach mancherlei Windungen und gegenseitigen Verschlingungen die weiblichen Geschlechtsöffnungen erreichen.

Ganz ähnliches wie die Plattwürmer zeigen auch die zwittrigen Schnecken. Ein einziges Beispiel kann als Muster für alle gelten, die Weinbergschnecke[45]. Die hochaufgerichteten Schnecken sind im Vorspiel mit den Fußsohlen einander zugekehrt, im Augenblick des Eintritts in die Begattung wenden sie auch die rechten Kopfseiten, wo ja die Geschlechtsöffnungen gelegen sind, einander zu und es erfolgt gleichzeitig an beiden Tieren unter Umkrempelung der gesamten

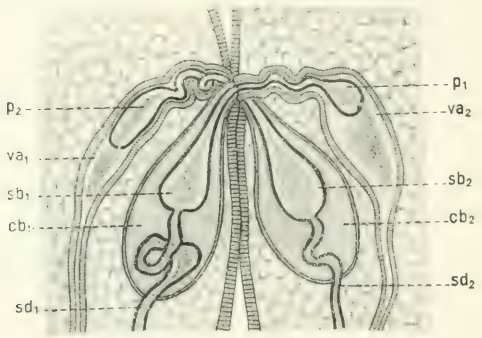


Fig. 83. Lagerung der Begattungsorgane bei zwei in Paarung begriffenen Individuen von Distomum clavigerum. (Nach Looss[43].) cb Cirrusbeutel, p Penis, sb Samenblase, sd Samenleiter, va als Vagina dienender Endabschnitt des Uterusschlauches. Zahlen wie in Fig. 82.

Vorhofspartie (vergl. S. 79) das Ausrollen des Penisrohres sowie die Vorstülpung der Vaginalpartie, es quellen diese Teile förmlich als weißliche Wülste vor und einander entgegen, die beiderseitigen Kopfpartien verbindend (Fig. 81). Es ist dabei unerläßlich, daß die gegebenen vier Geschlechtsöffnungen wechselseitig in genau entsprechender Lage sich befinden, damit die Paarung wirklich vollzogen werden kann. Eine große Zahl von vergeblichen Versuchen geht daher in der Regel dem endgültigen Gelingen voraus. Ist aber die richtige Lage einmal gewonnen, so senkt sich jederseits das Penisrohr tief in den gegenüberliegenden Endabschnitt des weiblichen Genitalweges ein und dringt mit seinem nunmehr kolbig angeschwollenen Ende bis in den Stiel des Receptaculums vor, in den alsdann eine Spermatophore von der Form einer lang fadenförmigen gallertigen Samenpatrone abgesetzt wird (Fig. 84). Alles vollzieht sich streng wechselseitig. Wenn durch die ungünstige Lagerung der Geschlechtsöffnungen etwa nur dem

einen Partner die volle Einführung des Penisrohres gelingt, so wird die Begattung nicht weiter durchgeführt, das heißt, es kommt nicht etwa zur einseitigen Abgabe der Spermatophore, sondern es erfolgt sofortige völlige Lösung der Begattungsteile und die Versuche, eine bessere Stellung zu gewinnen, beginnen von neuem. Zum Zustandekommen einer normalen Begattung ist also erforderlich, daß aktives wie passives Geschlechtsbedürfnis in gleicher Weise ihr Genüge finden, und das

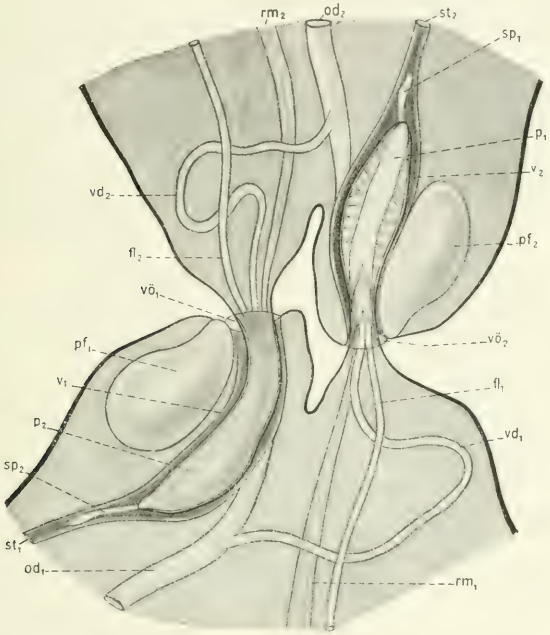


Fig. 84. Wechselseitige innere Lagerung der Begattungsorgane bei zwei in Paarung begriffenen Weinbergschnecken, im Augenblicke der Übertragung der Spermatophoren. (Nach MEISENHEIMER[46].) fl Flagellum, od Eileiter, p Penisrohr, pf Liebespfeilsack, rm Rückziehmuskel des Penis, sp Spermatophore, st Stiel des Receptaculums, v Vagina, vd Samenleiter, vö Vaginalöffnung. Zahlen wie in Fig. 82.

gilt wohl ziemlich allgemein für alle die Zwittertiere, bei welchen wechselseitige Begattung die Regel ist. Das wären neben den genannten Formenkreisen vor allem noch die Regenwürmer sowie die Mehrzahl der Blutegel.

Neben einseitiger und wechselseitiger Begattung muß aber bei Zwittertieren noch ein Drittes in den Bereich der Möglichkeiten gezogen werden, die Selbstbegattung. Vorbedingung dazu wäre einmal, daß männliche und weibliche

Kopulationsorgane gleichzeitig an dem gleichen Körper ihre Vollreife entwickeln — das ist zum mindesten überall da, wo wechselseitige Begattung die Regel ist, sicher anzunehmen —, Vorbedingung wäre ferner, daß rein mechanisch für das männliche Begattungsglied die Möglichkeit besteht, zu der weiblichen Geschlechtsöffnung hin zu gelangen — auch diese Bedingung ist vielfach erfüllt. Und so wird Selbstbegattung tatsächlich zu einer gar nicht so selten zu beobachtenden Erscheinung. Am allgemeinsten verbreitet ist sie wohl bei den Strudelwürmern, wo uns ihren typischen Verlauf ein Vertreter der marinen Tricladen, Procerodes, zunächst veranschaulichen mag[47]. Wohl ist auch hier die wechselseitige Begattung, bei der die Tiere sich mit ihren Bauchflächen der Länge nach aneinander legen, die Regel. Daneben wird aber zugleich Selbstbegattung ausgeübt. Ein ruhendes Tier schlägt sein Hinterende in eigenartiger Weise nach unten ein, so daß es gegen den übrigen Körper scharf abgeknickt erscheint; es kommen sich in dieser Lage, wenn die Knickungsstelle mit der Gegend des im hinteren Körperdrittel gelegenen Genitalporus zusammenfällt, Penisspitze und Eingang des Receptaculums unmittelbar gegenüber zu liegen (Fig. 85B), und es bedarf

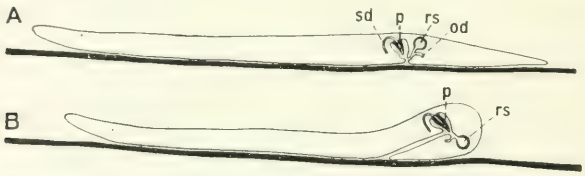


Fig. 85. Schematische Darstellung des Vorganges der Selbstbegattung bei Procerodes: A Tier in normaler Lage, B in der Stellung, welche die Selbstbegattung ermöglicht. (Nach Wilhelmi[47].) od Eileiter, p Penis, rs Receptaculum seminis, sd Samenleiter.

jetzt nur noch einer vorstoßenden Erektion des Penis, um seine Spitze direkt in den Receptaculumgang einzuführen und Selbstbefruchtung zu bewirken. Ganz ähnliches ist bei rhabdocoelen Turbellarien beobachtet worden[48], wo bei Macrostoma das nahe der hinteren Körperspitze gelegene chitinöse Kopulationsorgan durch Umschlagen des Schwanzteiles direkt an die weiter vorn gelegene weibliche Geschlechtsöffnung herangeführt werden kann, wo bei Prorhynchus das am vorderen Körperende befindliche, als chitiniges Stilett ausgebildete Kopulationsorgan bei Umbiegung des Vorderendes die hintere Körperpartie erreichen und hier dann durch Einstich in das die Eizellen umgebende Parenchym die Spermaübertragung vornehmen kann. Und wieder bei anderen, wie bei Derostoma und Opistoma, vermag der ausgestülpte Penis des Wurmes ganz unmittelbar die zugehörige eigene weibliche Geschlechtsöffnung zu erreichen und in sie einzudringen.

Relativ häufig ist Selbstbegattung ferner bei den parasitischen Plattwürmern. Mannigfache Begattungsformen stehen da zur Verfügung den Bandwürmern, einseitige und wechselseitige Begattung, wobei wieder als Partner

Proglottiden der gleichen oder verschiedener Bandwurmketten auftreten können, und endlich auch Selbstbegattung. Eine solche vollzieht sich in sehr drastischer Form bei dem im Darm von Haifischen schmarotzenden Anthobothrium musteli [49]. Nachdem zunächst das Geschlechtsatrium durch Aufeinanderpressen seiner Außenränder fest verschlossen worden ist, stülpt sich der Penis aus seiner Tasche, dem Cirrusbeutel, vor und dringt mit seiner Spitze in die unmittelbar daneben gelegene Vaginalöffnung ein (Fig. 86). Nun ist der Penis ein sehr langes und schlaffes Rohr, das in keiner Weise die zu einer selbsttätigen Einführung erforderliche Festigkeit aufweist, und daher erfolgt diese Einführung in einer höchst absonderlichen Form. Sowie die Penisspitze sich in die Vaginalöffnung eingeschoben hat, setzen peristaltische Bewegungen der muskulösen Vaginalwand ein, die wellenförmig von außen nach innen verlaufend ganz allmählich das schlaffe Penisrohr tief in das Innere des Vaginalganges hineinziehen. Nur das Zurückrollen besorgt die selbstständige Betätigung der Eigenmuskulatur des Penis, nachdem das Sperma der nämlichen Proglottis in deren eigene Vagina sich ergossen hat und so die Selbstbefruchtung vollzogen ist. Eine ganz ähnliche Selbstbegattung ist noch von einem zweiten Bandwurm bekannt geworden, von der im Darm des Mauerseglers schmarotzenden Taenia depressa [50], auch hier spielt sich der ganze Vorgang im Inneren des verschlossenen Geschlechtsatriums ab. Selbstbegattung wird zur Notwendigkeit bei einem innerhalb der Leibeshöhle des Flußkrebses eingekapselten Trematoden, bei Distomum cirrigerum [51]. Es liegen ja bei den Trematoden (vergl. Fig. 83) die Mündungen von Cirrusbeutel und Vagina unmittelbar nebeneinander, es vermag also ohne Schwierigkeiten der sich vorstülpende Penis die Vaginalöffnung zu erreichen und unter selbsttätiger Erektion sich tief einschiebend das Sperma in den Uterus zu ergießen. Innerhalb der abschließenden Cystenkapsel des Wurmes erfolgt dann auch die Ablage der Eier.

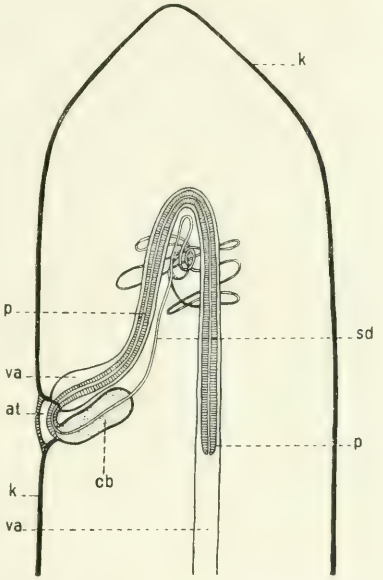


Fig. 86. Teilstück einer in Selbstbegattung begriffenen Proglottis von Anthobothrium musteli. (Nach Pintner [49].) at Geschlechtsatrium, cb Cirrusbeutel, k Körperwand der Proglottis, p Penis, sd Samenleiter, va Vagina.

Außerhalb der Gruppe der Plattwürmer ist Selbstbegattung sicher bei einem zu den zwittrigen Cirripedien gehörigen Krebstier, bei Pollicipes cornucopia

beobachtet worden[52], wo ein von anderen Individuen völlig isoliert sitzendes Individuum am weiblichen Geschlechtsatrium weißliche Spermapakete trug, die nur von ihm selbst herrühren konnten. Der kurze Penis, wie er hier im Gegensatz zu den anderen Cirripedien auftritt, macht sogar Selbstbegattung für diese Pollicipes-Art als Regel wahrscheinlich. Und endlich kennen wir einen Fall echter Selbstbegattung noch von einer Süßwasserschnecke, von Limnaeus[53]. Die Beobachtung selbst ist schon alt, daß ein Individuum von Limnaeus auricularis seinen Penis tief in die eigene Vagina eingeführt zeigte. Die Möglichkeit dazu ist gegeben dadurch, daß der ausgestülpte Penis sehr lang und beweglich ist, daß er sich nach allen Seiten zu krümmen vermag; die Wirksamkeit des Vorganges an sich zeigt sich darin, daß von frühester Jugend an isoliert gehaltene Schnecken normale Nachkommenschaft erzeugen konnten, sich derart in einem Falle bis in die dritte Generation fortpflanzten[54].

Folge der Selbstbegattung ist die Selbstbefruchtung, die Befruchtung der Eizellen durch Samenfäden des gleichen Zwitterindividuums. Eine solche kann aber nun auch bewerkstelligt werden, ohne daß es zu einem eigentlichen Selbstbegattungsakte käme. Sehen wir uns einmal die allgemeinen Lageverhältnisse der Geschlechtsorgane eines zwittrigen rhabdocoelen Strudelwurmes an, nach dem Bilde etwa, wie es Fig. 63 (S. 76) bietet, so drängt sich sofort die Vorstellung auf, daß ja nur das männliche Begattungsglied den Samen in das gemeinsame Geschlechtsatrium zu entleeren braucht, um ein Eindringen der Samenfäden in die spezifisch weiblichen Teile der Geschlechtsgänge und damit die Selbstbefruchtung zu ermöglichen. Ein solcher Vorgang kann nun tatsächlich bei der Gattung Vortex neben typischer Wechselbegattung gelegentlich auftreten, er ist das weit häufigere Vorkommnis bei den Eumesostomiden, er scheint die ausschließliche Befruchtungsform geworden zu sein bei Bothrioplana, wo das männliche Kopulationsorgan nur noch eine kleine, in das geräumige Geschlechtsatrium hineinragende Warze darstellt[48], oder bei einigen Distomeen (Distomum tereticolle, cygnoides u. a.), wo ein vorstülpbarer Penis völlig fehlt und die Samenfäden aus der Samenblase zunächst durch einen kurzen Gang in das Geschlechtsatrium und von da direkt in den Uterus gelangen[55], oder bei einem anderen Trematoden, bei der Monocotyle floridana, wo gar der Samenleiter ohne jegliche selbständige Öffnung, ohne Samenblase und Penis direkt in den Endabschnitt der Vagina einmündet und in diese den Samen überfließen läßt[56].

Höchstes Interesse beanspruchen derartige Vorgänge bei einigen Nacktschnecken[57]. Von früher Jugend an, bei noch völliger geschlechtlicher Unreife, isoliert gehaltene Tiere von Arion empiricorum und Limax cinereoniger legten bei erreichter Geschlechtsreife zahlreiche normal entwicklungsfähige Eier ab, und das — bei steter Isolierung der Einzelindividuen — über drei bis vier Generationen hinweg. Wie man bei dem sehr genau untersuchten Arion empiricorum festgestellt hat, ist nun der Gang der Selbstbefruchtung, wie sie hier ganz zweifellos vorliegen muß, nicht einfach der, daß die aus der Zwitterdrüse austretenden Spermatozoen etwa in den proximalen Abschnitten der Genitalwege die gleichfalls austretenden Eier befruchten, sondern es haben diese Spermatozoen zunächst

eine sehr komplizierte Wanderung durchzumachen, ehe sie zur Befruchtung gelangen. Es hängt das mit den besonderen Verhältnissen zusammen, die bei jeder normalen Kreuzbefruchtung dieser Schnecken anzutreffen sind. Der Samen wird in Form einer spindelförmigen Spermatophore übertragen, deren Hülle reißt beim Eintritt in das Receptaculum seminis auf, die Spermatozoen werden frei und machen nun eine eigenartige Umbildung unter Verlust ihrer Schwanzfäden durch. Erst jetzt scheinen die Spermatozoen befruchtungsfähig zu sein, sie wandern in diesem veränderten Zustand die Geschlechtsgänge aufwärts bis in die Befruchtungstasche, an den Ort ihrer endgültigen Betätigung (man nehme zur leichteren Orientierung etwa das Bild der Fig. 66 (S. 80) von dem Genitalapparat der Weinbergschnecke zu Hilfe). Das Ganze ist offenbar eine Schutzmaßregel gegen stete Selbstbefruchtung, da ja letztere ohne ein solches Hindernis schon in der Zwitterdrüse oder im Zwittergang, wo beiderlei Geschlechtsprodukte in engsten Kontakt geraten, jederzeit eintreten könnte. Wenn nun Selbstbefruchtung stattfinden soll, sich bei völliger Isolierung als direkt notwendig erweist, nun, so können die eigenen Spermatozoen einer solchen Zwitterschnecke erst dann der Eibefruchtung fähig werden, wenn sie die in dem Receptaculum sich vollziehende, mit dem Verlust der Schwanzfäden verbundene Umbildung gleichfalls durchmachen, sie müssen daher — und tun dies auch tatsächlich — von dem Zwittergang aus zunächst den Samenleiter abwärts wandern bis in das männliche Begattungsorgan, aus diesem übertreten in das Receptaculum und dann von neuem aufwärts ziehen in die Befruchtungstasche, die jetzt erst zum Ort der Selbstbefruchtung wird. Und was bei den genannten Nacktschnecken nur als seltener Ausnahmefall bei künstlicher Isolierung eintreten mag, das scheint bei einigen anderen Schnecken, bei kaukasischen Raublungenschnecken, deren versteckte Lebensweise eine Art natürlicher Isolierung geschaffen hat, zur konstanten Regel geworden zu sein[58]. Es kommt hier noch zur Bildung einer Spermatophore, aber dies scheint niemals mehr zur Übertragung durch eine Paarung verwendet zu werden, da um diese Zeit der Genitalporus stets verschlossen ist, ihr Inhalt wird vielmehr in das eigene Receptaculum zurückgeführt, um dann wohl bei Selbstbefruchtung Verwendung zu finden.

Selbstbefruchtung unter Vermittelung der inneren Geschlechtsgänge ist zur absoluten Regel geworden bei vielen der im vorigen Kapitel (S. 65f.) besprochenen zwittrigen Nematoden, bei allen denen zum wenigsten, bei denen ein vollständiger Ausfall der Männchen zu verzeichnen ist. Wenn die reifen Eier die Ausführgänge passieren, so müssen sie durch die auf der männlichen Reifungsphase erzeugten und im Receptaculum angehäuften Spermatozoenmassen hindurchwandern und hier dann die Befruchtung erleiden (vergl. dazu Fig. 57 auf S. 65). Es fehlt jede Möglichkeit zur Aufnahme fremden Samens und damit auch jede Möglichkeit der Fremdbefruchtung. Ist der bei manchen Arten verhältnismäßig beschränkte Vorrat von Samenfäden erschöpft, so kann keine Befruchtung mehr stattfinden und die alsdann noch gebildeten Eier gehen zugrunde. Die geringe Zahl der Spermatozoen wird allerdings zum mindesten zum Teil dadurch ausgeglichen, daß mit dem vorhandenen Vorrat

sehr sparsam verfahren wird und wohl jedes Spermatozoon auch zur Befruchtung eines Eies verwendet wird. Eine ähnliche ausschließliche Selbstbefruchtung ist fernerhin selbstverständliche Regel bei den zwittrigen Generationen von Angiostomum und Allantonema, jenen parasitischen Nematoden, die gleichfalls im vorigen Kapitel (S. 58) schon ausführlich besprochen worden sind. Es werden auch hier die auf dem Stadium der männlichen Reife erzeugten Spermatozoen in einem Receptaculum zunächst angehäuft, bis sie späterhin zur Befruchtung der von der gleichen Gonade erzeugten Eizellen dienen.

Selbstbefruchtung unter Benutzung der inneren Geschlechtswege hat man endlich noch für wahrscheinlich gehalten bei Termitoxenia, da hier die nach vorn gerichtete Lage des von dem dick angeschwollenen Hinterleib überwölbten Körperendes (vergl. Fig. 75 auf S. 90) eine zur Begattung geeignete Annäherung und Berührung zweier Individuen kaum als möglich erscheinen läßt[59].

Es kann das Zusammentreffen von Ei- und Samenzellen des nämlichen Zwittertieres zur Selbstbefruchtung noch unmittelbarer erfolgen, es bedarf dazu nicht einmal mehr der Leitungswege. Bei Strudelwürmern liegen die Ovarien und Spermarien direkt eingebettet in die Körperfüllmasse des Parenchyms; sie besitzen normalerweise besondere Ausführgänge (vergl. Fig. 60 und 63), es können diese letzteren bei gewissen rhabdocoelen Turbellarien, bei Stenostoma und Catenula, völlig fehlen und da werden dann die reifen Spermatozoen unter Platzen der Hodenfollikel unmittelbar in das Parenchym entleert, von wo sie direkt die Eizellen innerhalb der Ovarien aufsuchen und befruchten[18]. Oder aber bei ectoprokten Bryozoen, bei Bugula, Plumatella und anderen[60], da werden die an der gleichen Peritonealwand der Leibeshöhle reifenden Ei- und Samenzellen zusammen in den gleichen Leibeshöhlenraum entleert, womit dann bereits sämtliche Vorbedingungen der Selbstbefruchtung gegeben sind. Nicht mehr übertroffen werden kann die Unmittelbarkeit des Geschehens bei der Selbstbefruchtung in dem Falle, wo eine solche sich vollzieht innerhalb der gleichen Zwittergonade, die eben erst Ei- und Samenzellen erzeugt hat. So geschieht es bei den gelegentlich auftretenden Zwittertieren einer prosobranchiaten Schnecke, der Patella vulgata[61]. In solchen fanden sich innerhalb der Zwittergonade neben bunt durcheinander gemischten Ei- und Samenzellen auch bereits Furchungsstadien und sogar Wimperlarven, so daß also hier ganz offenbar die Selbstbefruchtung unmittelbar in der die Geschlechtszellen erzeugenden Gonade bereits stattgefunden haben mußte.

Vorbedingungen zur Selbstbefruchtung sind endlich noch ein letztes Mal da gegeben, wo die Entleerung der gleichzeitig reif gewordenen Ei- und Samenzellen eines Zwittertieres direkt in das umgebende Wasser erfolgt. Mischung und Berührung der Geschlechtsprodukte und damit Selbstbefruchtung ist dann unvermeidlich, sie darf als Regel wohl angenommen werden für zwittrige Coelenteraten wie Hydra viridis[62], für zwittrige Nemertinen wie Stichostemma[12], für zwittrige Muscheln und zwittrige Knochenfische. Auch die Ascidien sind ein typisches Beispiel für diese Form der Selbstbefruchtung, sie entleeren gleichzeitig große Massen von Eiern und Spermatozoen in das umgebende

Meerwasser, wo dann unmittelbar die Befruchtung der Eier erfolgt. Selbstbefruchtung ergibt dann die gleichen höchsten Prozentsätze (100 %) normal befruchteter Eier wie die Kreuzbefruchtung, zum wenigsten bei Formen wie Phallusia, Cynthia und Molgula[63]. Demgegenüber muß es nicht wenig überraschen, wenn eine einzige Form dieser Seescheiden, die Ciona intestinalis, gegen den Eintritt dieser Selbstbefruchtung die radikalsten Vorkehrungen getroffen hat, insofern ihre Eier gegen die vom gleichen Individuum erzeugten Samenzellen durchaus immun sind[64]. Experimente ergaben, daß bei natürlicher oder bei künstlich eingeleiteter Selbstbefruchtung nur wenige Prozent (im günstigsten Falle bis zu 9 %) aller Eier wirklich befruchtet wurden und daß von diesen selbst die meisten sich kaum über die ersten Furchungsstadien hinaus zu entwickeln vermochten, während Kontrollversuche mit Kreuzbefruchtung sofort 100 % normal befruchteter entwicklungsfähiger Eier ergaben. Diese mangelnde Anziehungskraft zwischen Spermatozoen und Eizellen des gleichen Zwittertieres steht ziemlich isoliert, es scheint sogar, daß sie nur bei der amerikanischen Form von Ciona intestinalis sich findet, insofern Versuche mit Neapler Individuen dieser Ascidien die Befruchtung mit eigenem Sperma ebenso erfolgreich erwiesen wie eine solche mit fremdem Sperma[65]. Die Vollwertigkeit der Selbstbefruchtung wird übrigens durch Erfahrungen an anderen Zwittertieren durchaus bestätigt. Die eben erst vor kurzem erwähnten zwittrigen Nematoden hat man in einer Form, in Diplogaster maupasi, über sechsundvierzig aufeinander folgende Generationen hinweg in steter Selbstbefruchtung gezüchtet, ohne daß irgendeine konstitutionelle Schwächung an dem isolierten Stamme zu bemerken gewesen wäre[65]. Und das ist sicherlich die Regel. Es sind die Gameten eines zwittrigen Organismus durchaus befähigt, aus ihrer Vereinigung heraus einem neuen Individuum den Ursprung zu geben, es kann für die Fortpflanzung der Art ein Zwittertier sich selbst genügen.

6. Kapitel

Die primitiven Begattungsformen

Freie Entleerung der Geschlechtsprodukte — durch gewaltsame Ruptur der Körperwand oder unter Benutzung besonderer Leitungswege. Vorrichtungen zur Erleichterung des Streuvorganges. Erste Wirkungen der Geschlechter aufeinander während der Abgabe der Geschlechtsprodukte. Differentes Verhalten der Geschlechtszellen — Eindringen der Spermatozoen in den weiblichen Körper. Erste körperliche Berührung der Geschlechter während des Geschlechtsaktes. Herausbildung komplizierterer Berührungsformen bei Knochenfischen und anuren Amphibien. Direkte Applikation der Spermamassen an den weiblichen Körper. Entsprechende Vorgänge auf dem Lande, ihre durch den Wechsel des Mediums bedingten Modifikationen. Paarungsakt der Regenwürmer. Applikation unter Verwendung von Spermatophoren — im Wasser bei Wassersalamandern, auf dem Lande bei den Erdmolchen und den Pseudoskorpionen.

Die wesentliche physiologische Aufgabe des Gametocytenträgers ist die Hervorbringung der Geschlechtsprodukte. Auf primitiver Stufe ist damit seine Aufgabe als Geschlechtsperson tatsächlich erschöpft und das weitere fällt einzig und allein der Betätigung der Gameten, oder allenfalls noch der Gametocyten zu. Es gipfelt dieses fernere Geschehen in dem Zusammentreffen der beiderlei Gameten, der Ei- und Samenzellen, zum Vollzuge der Befruchtung, in der Verschmelzung zur neuen Einheit der befruchteten Eizelle als Grundlage des neuen Individuums. Die ersten besonderen Vorkehrungen zur Sicherung der Gametenvereinigung werden dann nötig, wenn männliche und weibliche Gametocyten an getrennten Orten, sei es an verschiedenen Regionen des gleichen Gametocytenträgers oder gar überhaupt an verschiedenen Gametocytenträgern, ihre Entstehung nehmen. Im einfachsten Falle bestehen diese Vorkehrungen darin, daß die reifen Gametocyten unter Platzen ihrer Wände die Gameten ins Wasser entleeren, worauf diese selbst kraft ihrer eigenen morphologischen und physiologischen Konstitution sich zusammenfinden. Das ist allgemeine Regel bei den Algen, wo die freie Lage der Gametocyten zumeist nur die Ausstoßung der männlichen Gameten erfordert, und diese dann den an seinem Entstehungsort verharrenden, leicht zugänglichen weiblichen Gametocyten, das Oogonium, aufsuchen und in es eindringend die Befruchtung des weiblichen Gameten vollziehen (vergl. Fig. 18, S. 18). Damit ist uns ein unmittelbarer Übergang zum tierischen Gametocytenträger geboten. Denn ganz wie bei einer solchen Algenpflanze spielen sich die Vorgänge bei dem Süßwasserpolypen ab. Die männlichen Gametocyten, hier also die Spermarien,

entleeren durch Platzen ihrer äußeren Wand die Spermatozoen ins Wasser, und diese suchen dann die noch innerhalb des Ovariums an der Körperwand der Hydra sitzende Eizelle auf, um sie an Ort und Stelle zu befruchten (vergl. Fig. 39, S. 43). Platzen der Ovarialwand bringt dann früher oder später auch die Lösung des Eies vom Mutterkörper. Beim tierischen Gametocytenträger entwickelt sich freilich dann sehr bald die Tendenz einer gleichartigen Behandlung der beiderlei Gametenformen, es werden Ei- wie Samenzellen durch Platzen der Gonadenwände entleert, worauf sich beide frei im Wasser treffen. Typischste Beispiele für dieses Verfahren liefern uns die freischwärmenden Hydromedusen.

Die zunehmende höhere Differenzierung des tierischen Körpers hat zur Folge, daß die Gonaden mehr und mehr ins Innere dieses Körpers verlagert werden. Zunächst, wenn diese Verlagerung nur in das Innere des Gastrovascularraumes hinein erfolgt, wie bei allen Scyphozoen und Ctenophoren, ändert sich grundsätzlich wenig, da eben nunmehr die platzenden Gonaden ihre Gameten jetzt nur zuerst in den Gastrovascularraum entleeren, von wo geregelte Zirkulationsströmungen die weitere Ausfuhr ins Freie übernehmen. Endlich aber kommen die Gonaden gänzlich ins Innere des Körpers zu liegen und nun sind zwei Wege ihrer Entleerung möglich. Der eine schließt unmittelbar an primitivste Möglichkeiten an, er führt die Gameten nach außen durch einfaches Platzen der sie von der Außenwelt trennenden Schranken, der andere bildet sich besondere Leitungskanäle aus.

Wenn der erste Weg beschritten wird, so kann er zum Ziele führen nur dann, wenn mit der Gonadenwand gleichzeitig auch die Körperwand zum Bersten kommt. Und das geschieht in der Tat. In augenfälligster Form vielleicht bei gewissen polychaeten Anneliden. Manche derselben haben die Eigentümlichkeit, daß sie einen vom Muttertier sich loslösenden besonderen, sog. epitoken Geschlechtskörper entwickeln, und dessen Bruchstelle ergibt dann ohne weiteres ein Eröffnen des von Geschlechtsprodukten erfüllten Körperinneren. Häufig ist es damit nicht genug, sondern sowie diese epitoken Partien, etwa des Palolowurms (Eunice, Ceratocephale)[1], an die Oberfläche des Meeres gelangt sind, brechen sie auf den geringsten Reiz hin unter heftiger Kontraktion in zahlreiche Stücke und streuen nun die Geschlechtsprodukte weit um sich herum aus (Fig. 87). Männliche und weibliche Tiere bewegen sich dabei unter lebhaftem Schlängeln bunt gemischt durcheinander und Ei- und Samenzellen, die durch ihre Massen das Wasser milchig trüben, kommen so allenthalben in direkteste vielfache Berührung. Doch kann der gleiche Entleerungsmodus auch ohne Ausbildung epitoker Körperpartien von statten gehen. Bei einem auf Aalen schmarotzenden Ringelwurm, bei dem Ichthyotomus sanguinarius[2], können die Eier durch regelmäßig segmental angeordnete, aus einfachem Zerreißen der Körperhaut entstehende Poren entleert werden, es kann daneben durch Abstoßen kaudaler Segmente eine mächtige hintere Rißstelle geschaffen werden, aus welcher dann unter peristaltischen, schwanzwärts gerichteten Körperkontraktionen die Geschlechtsprodukte ausgepreßt werden. Ein fortgesetztes Abschnüren hinterer mit Geschlechtsprodukten angefüllter Körperpartien läßt die Ei- und

Samenzellen eines anderen Ringelwurms, des Clistomastus, frei werden[3], unter Abreißen des ganzen hinteren Körperendes scheint die Entleerung der Geschlechtsprodukte bei Polygordius lacteus vor sich zu gehen[4], ganz das gleiche Verfahren bahnt zum wenigsten für die Eier den Weg nach außen bei Protodrilus[5]. Wenn dann späterhin die verloren gegangenen Hinterenden durch Regeneration wieder ersetzt werden, so erleidet der Wurm als solcher keinen allzugroßen Schaden. Doch sind immerhin auch Fälle bekannt, wo diese gewaltsame Eruption der Geschlechtsprodukte die völlige Vernichtung des betreffenden Geschlechtsindividuums nach sich zieht. Bei den reifen Weibchen der neapolitanischen Polygordius-Arten erfüllen die Eier in solchen Mengen die ganze Leibeshöhle, daß ihr Druck schließlich die Körperwand zum Bersten bringt und damit so große Schädigungen dem Mutterorganismus zugefügt werden, daß nach der Eiablage der Tod eintritt, im übrigen vorbereitet durch eine vorausgehende starke Atrophie von Körperepithel, Muskulatur und Dissepimenten[6]. Das gilt weiter ziemlich allgemein von der Polychaetenfamilie der Lycoriden, wo zur Zeit der Geschlechtsreife der Körper förmlich nur noch einen von Geschlechtsprodukten prall erfüllten Sack darstellt, dessen Wände zusammen mit der gesamten inneren Organisation eine hochgradige Atrophie erlitten haben, beim geringsten Reiz platzen und unter völliger Vernichtung des Muttertieres die Ei- und Samenzellen frei werden lassen[7]. Ganz selbstverständlich ist die Vernichtung des Geschlechtstieres bei dem vorhin besprochenen Palolowurm, zumal beim weiblichen Geschlecht, wo der große weibliche Körper unmittelbar nach der Entleerung der Eier zu einem unscheinbaren dünnen Häutchen zusammenschrumpft[8].

Fig. 87. Epitokes Körperstück des atlantischen Palolowurmes (Eunice fucata), seine Geschlechtsprodukte ins Wasser ergießend. (Nach Mayer[1].)

Aber es sind derartige Vorgänge durchaus nicht auf polychaete Ringelwürmer beschränkt. Wir treffen auf solche bei einzelnen Strudelwürmern des süßen Wassers, bei den Eumesostominen Derostoma galizianum und Castrada tripeti, wo die Dauereier unter krampfhaften Körperbewegungen des Muttertieres durch Risse der Körperwand hindurch nach außen befördert werden, ohne daß die schnell heilenden Wunden irgendwelche Schäden nach sich zögen[9]. Wir begegnen solchen Vorgängen bei manchen oligochaeten Würmern, bei Pachydrilus catanensis, einem Enchytraeiden, dessen Eier einzeln durch einen vorübergehend sich bildenden Riß der Körperwand hindurch nach außen vorbrechen[10], oder bei Phallodrilus, einem Tubificiden, dessen kugelige Eier sich

einzeln unter steter Größenzunahme in die hinteren Segmente verschieben und auf deren Rückenfläche einen starken Druck so lange ausüben, bis diese platzt und das Ei austreten läßt[11]. Die Folge ist hier eine Atrophie der betroffenen Segmente, ihr Zerfall greift auf die benachbarten Teile des Wurmkörpers über und hat schließlich dessen völligen Untergang zur Folge. Weniger gefährlich werden derartige Gewohnheiten für Balanoglossus, wo zum mindesten eine teilweise Entleerung der Geschlechtsprodukte durch Zerreißen der dünnen, von jenen prall angespannten Körperwände erfolgen kann[12]. Sie führen nochmals zu einer wirklichen Vernichtung der Elterntiere in einer allerdings viel höher stehenden Tierklasse, bei den Manteltieren, im besonderen bei den Appendicularien[13]. Bei ihnen werden in den meisten Fällen durch einfaches Zerreißen der Gonadenwände die Geschlechtsprodukte zunächst in die Leibeshöhle entleert, worauf ein nachfolgendes Bersten der Leibeswand dann das eigentliche Freiwerden der Ei- und Samenzellen bringt. Und dabei bleiben zumeist, insbesondere durch den Austritt der Eier, so große Risse zurück, daß der Tod die unvermeidliche Folge ist. Auch hier ist vielfach diese Vernichtung des Elternindividuums schon vorher durch eine weitgehende Atrophie seiner Körperteile vorbereitet, so bei Stegosoma, wo namentlich die vordere Rumpfhälfte von dieser Atrophie betroffen wird, so bei Oikopleura rufescens, wo diese Atrophie so rapide um sich greifen kann, daß häufig die Entleerung der Eier erst nach bereits eingetretenem Tode des Muttertieres erfolgt.

Weit allgemeiner wird nun freilich für die Entleerung der Geschlechtsprodukte der zweite oben angezeigte Weg beschritten, es bilden sich besondere dauernde Leitungskanäle aus, welche von der Gonade zur Körperoberfläche führen und hier nach außen sich öffnen. Es liegt nicht in dem Umkreis der Probleme, deren Darstellung sich dieses Buch zur Aufgabe gesetzt hat, einen vergleichend anatomischen Überblick über die Gestaltung dieser Geschlechtsgänge zu geben. Oft genug werden wir ihre Kenntnis im einzelnen ja nicht entbehren können, allgemeinere Bedeutung gewinnen sie für uns hier zunächst nur durch die Art ihrer unmittelbarsten Betätigung, also durch die Art, wie sie Entleerung und Zusammentreffen der Geschlechtsprodukte herbeiführen.

Da haben wir zunächst Anfänge, die nur wenig vor gewaltsamen Rißbildungen voraus haben. So dann, wenn bei Schnurwürmern (Nemertinen) die ganz kurzen Ausführgänge der Gonaden erst bei voller Reife des Inhaltes derselben nach außen durchbrechen[14], wenn bei Seelilien (Crinoiden) an den von Geschlechtsprodukten strotzend gefüllten Pinnulae der Arme besonders vorgebildete verdünnte Wandstellen (bei Weibchen) oder kurze Ausführkanäle (bei Männchen) erst bei unmittelbarster Inanspruchnahme zum Durchbruch kommen und später durch Regenerationsvorgänge wieder verschlossen werden[15], oder wenn bei Appendicularien durch temporäre Verwachsung des Hodens mit der Körperwand wenigstens eine Art männlichen Ausführganges sich herausbildet[16].

Sind aber nun schließlich dauernde Leitungswege ausgebildet, so erfüllen sie ihre Aufgabe in einfachster Form dadurch, daß sie Ei- wie Samenzellen

von der Gonade zur äußeren Körperwand hinleiten und hier in das umgebende Medium — das muß zunächst durchaus das Wasser sein — entlassen. Diese Abgabe vollzieht sich unter genau gleichen Formen bei Ei- und Samenzellen, im Wasser findet eine Mischung beider statt und als unmittelbare Folge die Befruchtung. Wir begegnen diesem einfachsten Modus bei vielen Ringelwürmern, bei niederen Schnecken (Chitonen und primitiven Prosobranchiern) wie den meisten marinen Muscheln, bei den Stachelhäutern, bei den Manteltieren und bei vielen Fischen. Gelegentlich treten besondere äußere Bildungen hinzu, um den Ausstreuungsprozeß der Geschlechtsprodukte zu erleichtern. Röhrenartige Verlängerungen der Geschlechtsmündungen finden sich nicht selten bei im Schlamme lebenden Meerestieren, etwa bei dem in der Meerestiefe in weichem Schlamm vergrabenen Ringelwurm Sternaspis scutata, dessen paarige Genitalgänge sich im männlichen wie weiblichen Geschlecht in lange geringelte äußere Fortsätze ausziehen[17], oder bei den ganz allgemein im Schlamm wühlenden

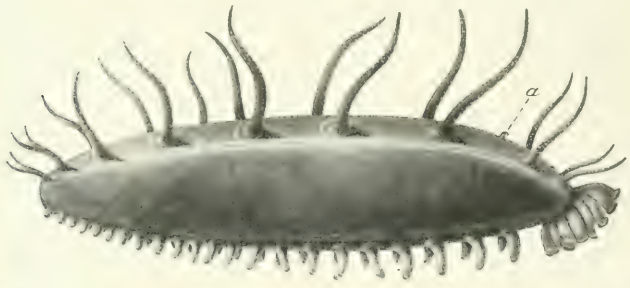


Fig. 88. Eine Tiefsee-Holothurie, Laetmogone wyville-thomsoni, mit schlauchartig verlängerter Genitalpapille (a). (Nach Théel[18].)

Holothurien, von denen besonders die Tiefsee-Holothurien eine lang schlauchförmige Genitalpapille entwickeln (Fig. 88)[18], oder bei den tief im Sande vergraben lebenden Spatangiden, auf deren Genitalplatten sich (wie beispielsweise bei Echinocardium mediterraneum) kegelförmige Fortsätze erheben[19], die aber dann auch bei anderen Seeigeln (Dorocidaris etwa) auftreten können[20]. Alle diese Bildungen dienen dem gleichen Zweck, das freie Ausstreuen der Geschlechtsprodukte zu erleichtern, sie sind daher auch zumeist in beiden Geschlechtern ganz gleich gebaut, können aber doch gelegentlich sexuelle Differenzen aufweisen. Bei den Seeigeln sind im allgemeinen die weiblichen Papillen gedrungener als die männlichen, noch größere Gegensätze treten bei einer Holothurie, bei Cucumaria frondosa, auf, wo gegenüber der einfach kegelförmigen oder wenig geteilten weiblichen Genitalpapille die männliche ein Bündel zahlreicher Teilpapillen trägt, die alle von einem Ausläufer des aufgespaltenen Samenleiters durchzogen werden[21]. Das Ganze muß förmlich wie eine Brause wirken. Körper-

bewegungen können der streuenden Ausbreitung der Geschlechtsprodukte noch weiterhin förderlich sein, von Cucumaria kirchsbergii hat man am Männchen aussäende Bewegungen eines bauchständigen Fühlers beim Entleeren des Samens beobachtet[22].

Die freie Entleerung von Ei- und Samenzellen in das umgebende Wasser erfordert zunächst keinerlei körperliche Annäherung der beiden Geschlechter. Aber Beziehungen indirekter Art bestehen trotzdem. Das beweisen schon die Erscheinungen, die ein auffallendes Zusammendrängen der Geschlechtstiere während der Abgabe der Geschlechtsprodukte zeigen, wie wir es kennen von freischwärmenden Ringelwürmern, oder von Knochenfischen, die, man denke etwa an die Heringe, in ungeheuren Scharen vereinigt, gleichzeitig Eier und Sperma von sich geben und damit das umgebende Wasser förmlich erfüllen und trüben. Das beweisen aber auch exakte Beobachtungen im einzelnen. Beginnt irgendwo ein vollreifes Geschlechtsindividuum mit der Abgabe seiner Geschlechtsstoffe, so folgen alsbald andere benachbarte nach und offenbaren damit einen sexuellen Sinn einfachster Art. In einem Aquarium begann ein festsitzender Ringelwurm, Hydroides dianthus, zu wiederholten Malen seine Geschlechtsprodukte auszustoßen, alsbald begannen seine Mitgenossen, Männchen wie Weibchen, zu Dutzenden seinem Beispiel nachzueifern und das Wasser durch die Unmassen der entleerten und sich alsbald in der Befruchtung vereinigenden Ei- und Samenzellen milchig zu färben. Nach etwa einer halben Stunde hörte das Ganze ebenso plötzlich wieder auf wie es begonnen[23]. Ähnliches lehren Beobachtungen an einer Ascidie, Cynthia, wo die nebeneinander sitzenden Tiere, sobald eines einmal begonnen hat, förmliche Strahlen von Eiern und Samenzellen ausschleudern, so daß das Ganze den Eindruck einer kleinen Kanonade macht[24]. Differenzierter werden die Beziehungen, wenn der Anreiz zur Abgabe der Geschlechtsprodukte direkt von einem Geschlecht auf das andere überspringt. Weibliche Medusen beginnen mit der Eiablage und weibliche Crinoiden (Antedon rosacea) lassen ihre Eier aus den Pinnulae austreten, wenn in der Nähe eine Samenejakulation ihrer Männchen erfolgt ist[25]. Bei der Echiuridengattung Phascolosoma üben die ins Wasser ausgeschleuderten Samenmassen einen beschleunigenden Reiz auf die Eiablage der weiblichen Würmer aus[26], ähnliches hat man bei Brachiopoden, bei Chitonen, bei Prosobranchiern beobachtet, so daß derartige Beziehungen wohl allgemeiner verbreitet sind. Der Ausgangsreiz scheint dabei vorzugsweise beim männlichen Geschlecht zu liegen, denn während beispielsweise männliche Chitonen auch bei vollständiger Isolierung ihren Samen ausstoßen, halten weibliche Tiere unter den gleichen Bedingungen ihre Geschlechtsprodukte zurück[27]. Das gleiche gilt von Brachiopoden[28]. Auch zeigen die Männchen zuweilen vor dem Geschlechtsakte oder beim unmittelbaren Eintritt in denselben eine lebhafte, sich in unruhiger Bewegung äußernde sexuelle Erregung, so bei Chitonen[29], bei Prosobranchiern (Trochus)[30]. Als reizauslösender Faktor ist selbst auf dieser niederen Stufe durchaus fernwirkender Beziehungen zweifellos bereits die Gesamtheit der geschlechtlichen Betätigung der Partner anzusehen, die chemische Reizwirkung der Samenmassen

ist von dieser Gesamtwirkung nur ein Teil. Denn es können die Weibchen schon von dem lebhafteren Gebahren der Männchen allein angesteckt werden, weibliche Chitonen kriechen vor der eigentlichen Eiablage unruhiger als sonst umher[29].

Das sind allererste Andeutungen eines differenzierten geschlechtlichen Verhaltens der Gametocytenträger. Aber auch jetzt noch besteht der Gegensatz ihrer Geschlechtlichkeit im wesentlichen nur in der Hervorbringung verschiedenartiger Gameten, in sonstiger Organisation und in äußerer Betätigung sind sie noch durchaus gleich. Der Gametocytenträger als solcher ist weder befruchtend noch empfangend, sein Körper ist unmittelbar von diesen Vorgängen noch nicht berührt. Das ändert sich aber schon durch ein einfaches Zurückhalten der abgelegten Eier am weiblichen Körper und durch eine damit verbundene präzisere Festlegung des Befruchtungsortes. Die ins Wasser entleerten Spermatozoen des Röhrenwurmes Spirorbis borealis dringen in die Wohnröhren anderer Würmer ein und befruchten hier die in einer dorsalen Wimperrinne des Körpers abgesetzten Eier[31]. In ähnlicher Weise gelangt bei einer marinen Schnecke, bei dem mit der lose gewundenen Schale auf einer Unterlage fixierten Vermetus, der vom Männchen ins Wasser abgegebene Samen zu den an der Innenwand der weiblichen Schale befestigten Eiern[32]. Es nehmen die brutpflegenden Süßwassermuscheln (Unio, Anodonta usw.) mit dem Atemwasser das ins Wasser entleerte Sperma der Männchen auf und führen es in die über den Kiemen gelegenen Räume, wo dann die Befruchtung der hier vorläufig untergebrachten abgelegten Eier erfolgen kann[33]. Bei zahlreichen Korallentieren und Aktinien geht die Befruchtung der Eier durchaus im freien Wasser vor sich, indem diese ganz ebenso wie die Spermamassen aus dem Gastrovaskularraum ausgestoßen werden, bei anderen dieser Coelenteraten aber, bei der Edelkoralle[34], bei den Alcyoniden, bei Aktinien wie Bunodactis, Cereactis und allen anderen mit ausgeprägter Brutpflege[35], da wird von den weiblichen Tieren das Sperma zusammen mit dem Atemwasser in den Gastrovaskularraum eingesogen, und hier in diesem Innenraum des Körpers spielt sich dann die Befruchtung und erste Entwicklung der Eier ab. Hier könnte man schon fast von einer Art innerer Befruchtung reden, eine solche wird zur offenbaren Tatsache bei einzelnen Nemertinen, bei denen im Gegensatz zur Mehrzahl dieser Würmer keine simultane Entleerung der Geschlechtsprodukte statthat, sondern eine solche Entleerung nur von seiten des Männchens erfolgt, und dessen ins Wasser ausgestoßene Samenfäden dann aktiv in die weiblichen Genitalgänge und von da in die Gonädensäckchen eindringen[36]. Gleichwertig wäre anzusehen das Verhalten eines viviparen Chitonen, des Callistochiton viviparus, wo vermutlich das im Wasser enthaltene Sperma durch Schluckbewegungen der weiblichen Genitalpapille in das Innere des Ovariums eingesogen wird[37].

Alles das geschieht ohne jegliche bewußte körperliche Annäherung der beiden Geschlechter und es ist ein sehr bedeutsamer Schritt vorwärts, wenn eine solche sich zur engeren Verbindung der Geschlechtspersonen anzubahnen beginnt. Das zunächst noch in sehr losen Formen, wie dann etwa, wenn bei Nemertinen sich bis zu fünfzig Individuen von Micrura alaskensis zum Ge-

schlechtsakte in einem eng verschlungenen Haufen vereinigen, oder die männlichen und weiblichen Tiere von Carcinonemertes sich Seite an Seite legen, ihre Körper mit Schleimmassen umhüllen und in diese hinein Eier und Samen entleeren[38], oder gar das Männchen von Geonemertes australiensis auf den Rücken des Weibchens kriecht und über dasselbe seinen Samen ergießt, der dann durch die weiblichen Genitalporen in die Ovarialsäckchen eindringt[39]. Ähnliches kennen wir von einer marinen prosobranchiaten Schnecke, von Acmaea, wo gleichfalls das Männchen ein Weibchen besteigt und über ihm sein Sperma in das Wasser entleert, von wo es dann vom epithelialen Wimperschlag der weiblichen Körperoberfläche ergriffen und der weiblichen Geschlechtsöffnung zugeführt wird[40]. In anderer Art äußern sich solche Beziehungen bei einigen Echinodermen. Die Männchen eines Seesterns, der Asterina gibbosa, drängen sich zu mehreren an ein eierlegendes Weibchen heran, schieben sich zwischen und unter dessen Arme und ergießen in dieser Körperlage die Samenfäden über die austretenden Eier[41]. Man hat ein direktes Verschlingen der Arme zweier Individuen bei einem Schlangenstern, Astrophyton clavatum[42], bei einem Haarstern, Antedon rosacea[43], beobachtet und mit einigem Zweifel als einen primitiven Begattungsvorgang gedeutet. Eine Verschlingung der Geschlechter vollzieht sich aber ganz eindeutig bei den wohl den Krebstieren anzufügenden Pantopoden, wo das Männchen sich direkt am weiblichen Körper festklammert und die austretenden Eimassen mit seinem Samen übergießt[44]. Und noch enger sind die Beziehungen der beiden Geschlechtstiere bei dem Pfeilschwanzkrebs, bei Limulus polyphemus, wo das Männchen sich nicht nur am Weibchen anklammert, sondern sich von demselben sogar erst an den Ort der Eiablage, an eine Sandgrube im flachen Wasser der Gezeitenzone, hinschleppen läßt, um hier die eben abgesetzten Eier mit seinem Samen zu überschütten[45].

In ganz unübertrefflicher Vollständigkeit bieten uns eine Stufenfolge der Anfänge primitiver Begattungsformen die Knochenfische. Es treten da die Geschlechter in nähere Beziehungen schon dann, wenn sie ihre Geschlechtsprodukte nicht mehr einfach ins Wasser ergießen und die Befruchtung den zufälligen äußeren Umständen überlassen, wenn vielmehr durch besondere Begleiterscheinungen des Geschlechtsaktes diese Befruchtung in erhöhtem Maße gesichert wird. Viele unserer Süßwasserfische suchen zum Laichen flache Uferstellen auf und zeigen da dann ganz bestimmte Formen der geschlechtlichen Betätigung. Häufig sammeln sich um ein Weibchen mehrere Männchen an und die Abgabe der Geschlechtsprodukte erfolgt unter lebhaftem Plätschern und Schlagen der Schwänze, so beim Hecht, Brachsen und anderen. Oder aber, wie beim Flußbarsch, es erfolgt der Samenerguß unter zitternden und zuckenden Bewegungen der weit gespreizten Flossen und unter den absonderlichsten unnatürlichsten Körperhaltungen[46]. Bei Alburnus mento stellen sich gar beide Geschlechter während des Laichens dicht nebeneinander senkrecht auf den Köpfen auf[47] und bei Coregonus fera, einer Bodenrenke der Schweizer Seen, springen sie paarweise, Bauch gegen Bauch gewendet, meterhoch aus dem Wasser empor, dabei gleichzeitig Eier und Samen ausstoßend[48]. Noch eigenartigere Formen nimmt

das paarweise Zusammengehen bei Callionymus lyra an, einem Bewohner der europäischen Meeresküsten[49]. Da schwimmen beide Geschlechter zunächst Seite an Seite am Boden entlang, dann beginnt das Männchen sich schräg aufzurichten und im Vereine mit dem dicht angeschmiegten Weibchen senkrecht zur Oberfläche des Wassers emporzusteigen (Fig. 89). Währenddem neigen beide Fische ihre Analflossen gegeneinander, bis deren Ränder sich berühren, es entsteht so ein Kanal, durch welchen das Weibchen die aus seiner Geschlechtsöffnung austretenden Eier hindurchfallen läßt, in den gleichzeitig das Männchen seinen Samen ergießt. Die enge Beschränkung des Ortes der Befruchtung sichert naturgemäß in sehr bedeutend erhöhtem Maße deren Eintritt. In ähnlicher Weise bilden die Weibchen der Panzerwelse Südamerikas, der Callichthys-Arten, aber hier die Weibchen allein aus ihren Bauchflossen einen taschen- oder sackartigen Raum, der ebenfalls zunächst Eier und Samen in sich empfängt[50].

Fig. 89. In Paarung begriffenes, im Wasser emporsteigendes Pärchen von Callionymus lyra. (Nach Holt[49].)

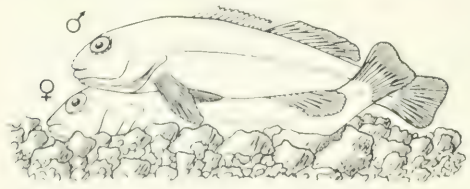


Fig. 90. In Paarung begriffenes Pärchen von Etheostoma coeruleum. (Nach Reeves[51].)

Es kann die körperliche Annäherung der Geschlechter der Knochenfische zu einer förmlichen Umklammerung führen. Das Männchen des nordamerikanischen Etheostoma coeruleum legt sich über das in den Boden des Gewässers leicht eingewühlte Weibchen und verankert sich mit seinen Flossen fest an dessen Körper (Fig. 90), worauf dann unter zitternden und schlagenden Bewegungen der Körperenden das Ausstoßen von Eiern und Samen

erfolgt[51]. Noch ausgeprägtere Formen nimmt diese Umklammerung bei den gleichfalls amerikanischen Fundulus-Arten an[52]. Das Männchen von Fundulus heteroclitus drängt ein laichbereites Weibchen gegen irgendwelchen festen Gegenstand, schmiegt sich der einen Seite desselben dicht an und schiebt dann seine stark verlängerte Rücken- und Afterflosse unter die entsprechenden Flossen des Weibchens, dessen Körper so mit förmlichen Klammerorganen — es helfen dabei auch noch die Bauchflossen mit — umgreifend (Fig. 91). In dieser angespannten Haltung verharren die Fische einige Sekunden, eine zitternde Bewegung durchläuft ihrer beider Körper und Eier und Samen werden gleichzeitig ausgestoßen. Bei anderen Arten, wie bei Fundulus majalis, umdrängen gar stets mehrere Männchen ein Weibchen, so daß ein wirklicher Knäuel sich umklammernder Fische entsteht.

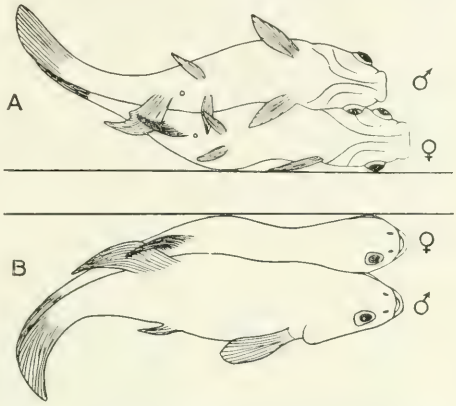


Fig. 91. In Paarung begriffenes Pärchen von Fundulus heteroclitus: A von den Bauch-, B von den Rückenseiten. (Nach Newman, 1907[52].)

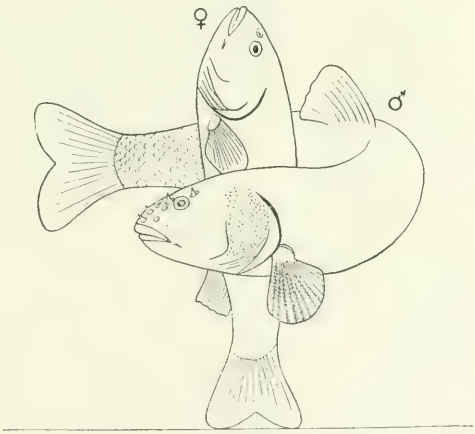


Fig. 92. Haltung der Geschlechter von Semotilus atromaculatus während des Laichaktes. (Nach Reighard[54].)

Ähnliches spielt sich im freien Wasser ab. Das Männchen von Macropodus umschlingt nach vorausgegangenem Liebesspiel direkt mit seinem ganzen Körper das Weibchen, dreht es dabei zugleich auf den Rücken und befruchtet in dieser Stellung die nunmehr, vielleicht infolge eines von dem Männchen ausgeübten Druckes austretenden Eier[53]. Noch eigenartiger ist das Gebahren des nordamerikanischen Semotilus atromaculatus[54].

Das Männchen schiebt Kopf und ausgebreitete Brustflosse der einen Seite unter den weiblichen Körper, schleudert diesen mit einer ganz plötzlichen Bewegung in eine aufrechte Stellung, umschlingt ihn bogenförmig (Fig. 92) und läßt unmittelbar danach wieder los. Das ganze dauert nur die kurze Zeitspanne, die das Öffnen und Schließen einer Hand erfordert, und dabei werden vom Weibchen etwa fünfundzwanzig bis fünfzig Eier ausgestoßen und vom Männchen befruchtet. Die befruchteten Eier fallen zu Boden in ein bereits vorher vom Männchen angelegtes grubenförmiges Nest, über dem der ganze Vorgang sich abgespielt hat und in der Folge des öfteren wiederholt wird.

Unter einer vollendeten gegenseitigen Umschlingung der Körper vollziehen dann endlich den Paarungsakt frei im Wasser schwebend die Geschlechter der Lophobranchier. Beim Seepferdchen (Hippocampus) umringeln sich beide Fische nur mit ihren Schwänzen[55], bei anderen aber, wie den Seenadeln[56], findet eine vollkommene S-förmige Verflechtung beider Körper statt (Fig. 93). Die Entleerung der Geschlechtsprodukte ist dann auch hier noch eine ganze unmittelbare, nur erfolgt sie nicht mehr in das freie Wasser, sondern in einen besonderen Brutsack, dessen Träger das Männchen ist. Damit in Zusammenhang steht, daß in diesem Fall nicht, wie sonst so häufig, das Sperma den Eizellen entgegengeschleudert wird, sondern daß umgekehrt die Eizellen dem männlichen Samen zugeführt werden. Beim Seepferdchen geschieht das durch Einspritzen der Eier in den geweiteten Eingang der männlichen Bruttasche durch das Wasser hindurch, also ohne daß dabei eine körperliche Berührung mit der weiblichen Geschlechtsöffnung stattfände, bei den Seenadeln dagegen wird die weibliche Analpapille, auf deren vorragender Spitze auch die Geschlechtsöffnung gelegen ist, zur Abgabe der Eier unmittelbar in die knopflochartige oder herzförmige Öffnung des männlichen Brutbeutels eingestoßen.

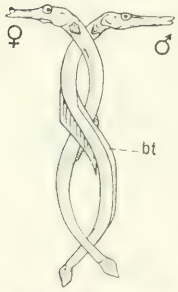


Fig. 93. In Paarung begriffenes Pärchen von Siphostoma floridae. (Nach Gudger[55].) bt Bruttasche des Männchens.

Die ausgewählten Beispiele mögen genügen, um einen Begriff zu geben von den mannigfachen Formen, unter denen sich die Abgabe der Geschlechtsprodukte bei den Knochenfischen vollzieht. Gemeinsam war ihnen allen noch das einfache Verfahren einer unmittelbaren Entleerung in das umgebende Wasser, differenziert war nur Lage der Körper oder Haltung bestimmter Körperteile zur erhöhten Sicherung des Zusammentreffens von Ei- und Samenzellen, und daraus ergaben sich dann bestimmte Formen wirklicher Paarungsakte.

Eine gewisse Steigerung zur schärferen Ausprägung von solchen Akten führen uns die Amphibien vor. Zwar bei einzelnen Salamandern, wie bei Cryptobranchus allegheniensis, kann noch eine völlig freie unmittelbare Abgabe der Geschlechtsprodukte erfolgen, insofern das Männchen sich über oder neben das eierlegende Weibchen schiebt, in wolkigen Massen sein Sperma darüber ergießt und mit den abgesetzten Eiern zur Befruchtung mischt[57]. Bei Fröschen

und Kröten sind aber dann damit stets bestimmte, für die einzelnen Arten durchaus charakteristische Begattungsstellungen unter engster körperlicher Berührung verbunden. Das Männchen umfaßt stets mit den Vorderbeinen sein auserwähltes Weibchen vom Rücken her und hält es fest umklammert, wobei diese Umklammerung dann entweder in der Achselgegend des Weibchens erfolgt — so ist es bei allen unseren Fröschen (Fig. 94) und bei der Krötengattung Bufo — oder um die Lenden — so bei vielen Kröten, Pelobates fuscus (Fig. 95), Bombinator igneus und anderen[58]. Die Paarungsstellung selbst wird tagelang beibehalten, bis dann — so wenigstens bei den Fröschen — in einem verhältnis-

Fig. 94. Ein Pärchen des grünen Wasserfrosches (Rana esculenta) während des Laichaktes. (Nach Rösel von Rosenhof[58].)

mäßig kurzen Zeitraum die Abgabe der Eier und Spermatozoen erfolgt, in der einfachen Form, daß das Männchen seinen Samen in einem dünnen Strahl über die austretenden Eier ergießt (Fig. 94). Bei einzelnen Kröten, wie etwa der Knoblauchkröte (Pelobates fuscus), betätigt sich das Männchen in aktiverer Form an dem Laichvorgang. Es geht hier das Absetzen des lang bandförmigen Laiches nicht in kontinuierlichem Flusse vor sich, sondern erfolgt stückweise mit eingeschalteten Ruhepausen. Und jeder neuaustretende Schub von Eizellen veranlaßt nun das Männchen, seinen vorher lang nach hinten ausgestreckten Körper in starker Krümmung zusammenzuziehen zu einem förmlichen Buckel (Fig. 95), seine Kloake so in unmittelbare Berührung mit der

weiblichen Kloake zu bringen und dann die mit den Hinterbeinen ergriffenen, hervorquellenden Eimassen unter Ausführung einer schiebenden Körperbewegung mit seinem Samen zu besprengen. Bei einer anderen Kröte, bei der Bufo lentiginosus, bilden die Hinterbeine des Männchens zusammen mit ergriffenen Körperteilen des Weibchens gewissermaßen einen korbartigen Raum, in den Eier und Samen gleichzeitig ergossen und bis zur Befruchtung zurückgehalten werden[59]. Und noch stärker erscheint der Vorgang spezialisiert bei Xenopus laevis[60]. Auch hier umklammert das Männchen sein Weibchen in der Lendengegend. Die Eier werden vom Weibchen einzeln abgegeben, rollen nach dem Ausstoßen zunächst entlang einer auf der Bauchfläche des Männchens gebildeten Hautfurche, passieren dabei schließlich dessen Kloakenöffnung und werden in diesem Augenblicke besamt.

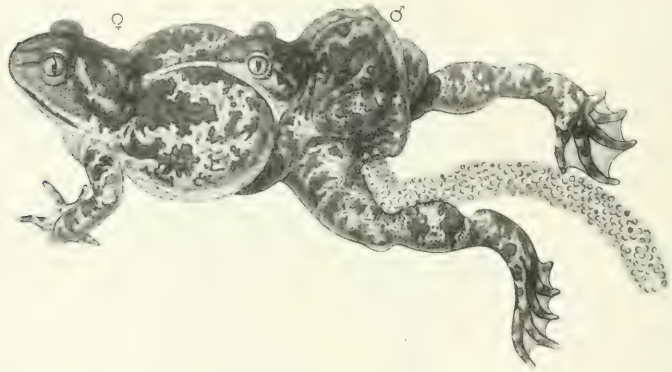


Fig. 95. Ein Pärchen der Knoblauchkröte (Pelobates fuscus) während des Laichaktes. (Nach Rösel von Rosenhof[58].)

Gleichzeitige Entleerung der beiderlei Geschlechtsprodukte darf im allgemeinen für diese primitiven Stufen geschlechtlicher Vereinigung als Regel angesehen werden. Immerhin kann eine gewisse Verschiebung in deren Abgabe gelegentlich festgestellt werden, es kann etwa die Ablage der Eier der Ejakulation des Samens vorausgehen. Bei Knochenfischen erreicht diese Zeitdifferenz zuweilen ein nicht unbeträchtliches Maß. Die Weibchen von Gobius setzen ihre Eier zunächst in leere, von Sand bedeckte Muschelschalen ab, und erst nachdem ein Weibchen sein Legegeschäft völlig beendet und die Schale verlassen hat, dringt das Männchen ein, um die Befruchtung zu vollziehen[61]. Vielleicht noch auffälliger wirkt das bei unserem Bitterling, bei Rhodeus amarus[62]. Da legen die Weibchen ihre Eier in lebende Muscheln ab, und zwar vermittelst einer langen Legeröhre, welche sie in plötzlichem Stoße in die Kloakenöffnung der Muschel einführen. Es gelangen die abgesetzten Eier schließlich bis in die Kiemenräume hinein und hier erst werden sie von den Spermatozoen erreicht, die von

den Männchen in einem auf die Eiablage folgenden Akte durch die Atemöffnung der Muschel hindurch in deren Inneres ergossen werden.

Es kann die Eiablage gegenüber der Samenabgabe eine Verzögerung erleiden und nimmt diese Verzögerung beträchtlich an Ausdehnung zu, so bedeutet das nichts anderes als ein Zurückhalten der Eier im weiblichen Körper, es fordert das für die Spermatozoen ein Aufsuchen der Eier am weiblichen Körper. Und das führt uns einen Schritt weiter in der körperlichen Verknüpfung der Geschlechter während des Begattungsaktes. Der frei ergossene Samen wird nicht mehr in das umgebende Wasser entlassen, sondern er wird dem weiblichen Körper appliziert. Das demonstrieren zunächst in einer sehr einfachen Form die zu den Mesozoen gerechneten Orthonectiden, wo etwa ein Männchen von Rhopalura, wenn es beim freien Umherschwärmen im Meere zufällig an ein Weibchen anstößt, auf dessen Körper sein Sperma ergießt (Fig. 96), das von dem Cilienkleid des Weibchens aufgefangen wird und weiterhin in den von Eiern ganz erfüllten weiblichen Körper eindringt zum Vollzuge der Befruchtung[63]. Niedere Krebse zeigen dann darin noch sehr viel handgreiflichere Methoden. Das Männchen von Apus cancriformis heftet sich auf dem Rückenschild des bedeutend größeren Weibchens fest, biegt unter tastenden Bewegungen seinen Hinterleib um den Schildrand desselben herum und trifft unter krampfhaftem Zusammenzucken des ganzen Körpers mehrere Male heftig in rascher Folge die Bauchseite des Weibchens (Fig. 97).

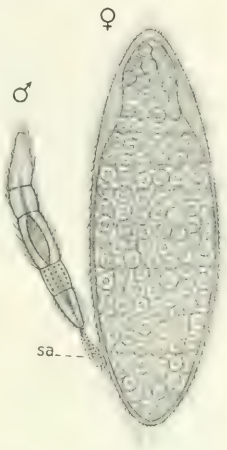


Fig. 96. Pärchen von Rhopalura ophiocomae im Augenblick der Spermaübertragung. (Nach Caullery et Lavallée[63].) sa Samenmasse.

Fig. 97. Zwei Pärchen von Apus cancriformis in Begattungsstellung. (Nach Brauer[64].)

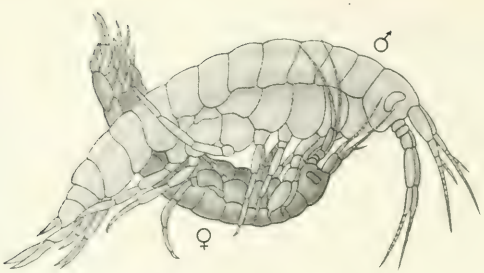


Fig. 98. Stellung der Geschlechter von Gammarus pulex, var. pungens, im Augenblick der Spermaübertragung. (Nach DELLA VALLE[65].)

Dabei stoßen seine am elften Beinpaar gelegenen Geschlechtsöffnungen das Sperma aus, das dann von zwei häutigen Kapseln am elften Beinpaar des Weibchens empfangen wird. Diese Kapseln dienen gleichzeitig der Aufnahme der reifen Eier, sie sind also der Ort der Befruchtung[64]. Den gleichen einfachen Befruchtungsvorgang finden wir bei Flohkrebsen. Das Männchen von Gammarus pulex legt sich quer über sein mit der Bauchseite nach oben gedrehtes Weibchen (Fig. 98), nähert seine am siebenten Thorakalsegment gelegenen Geschlechtsöffnungen den am fünften Thorakalsegment befindlichen des Weibchens und ergießt unter mehreren heftigen Körperkontraktionen sein Sperma. Dieses dringt aber nun keineswegs etwa in die bis jetzt noch durch eine feine Membran verschlossenen weiblichen Genitalwege ein, sondern es bleibt unregelmäßig zerstreut an der Bauchfläche des weiblichen fünften Thorakalsegmentes oder an dessen Brutlamellen kleben. Wenn dann etwa eine halbe Stunde später die Eier aus den inzwischen geöffneten Oviduktmündungen auszutreten beginnen, so geschieht das unter gleichzeitiger Entleerung einer klebrigen Gallertmasse und in dieser werden nun Eier und Sperma zum Vollzuge der Befruchtung durcheinander gemengt (Fig. 99)[65]. Trotz aller Kompliziertheit im einzelnen bleibt die Befruchtung also durchaus eine äußere.

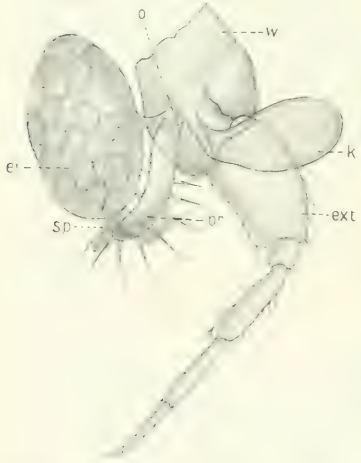


Fig. 99. Fünftes Thoracalbein eines Weibchens von Gammarus pulex, var. pungens. (Kombiniert nach DELLA VALLE[65].) br Brutlamelle, ei eben aus dem Ovidukt ausgetretenes Eihäufchen, ext die freie Extremität, k Kiemenblättchen, o Mündung des Eileiters, sp an der Brutlamelle klebende Spermamasse, w Bauchwand des Krebses.

Sie bleibt es schließlich auch dann noch, wenn bei vielen Cladoceren oder Wasserflöhen (Daphnia, Moina, Lynceus, Peracantha und anderen) das Sperma nicht mehr unmittelbar an der äußeren Körperoberfläche des Weibchens abgesetzt, sondern in dessen dorsal gelegenen Brutraum ergossen wird. Es geschieht das in folgender Weise. Es ergreift das Männchen ein Weibchen vom Rücken her, gleitet aber dann über dessen Schalenfläche hinweg auf die Unterseite, so daß schließlich beide Tiere einander die Bauchflächen zukehren (Fig. 100). Ist diese Stellung erreicht, so sucht nun das männliche Tier, das sich mit seinen vorderen Füßen am Weibchen festhält, mit der Spitze seines Hinterleibes zwischen die Schalenhälften des Weibchens einzudringen, steckt alsdann seine Hinterleibsspitze weit in dessen Brutraum hinein und ergießt frei in denselben seinen Samen (Fig. 100)[66].

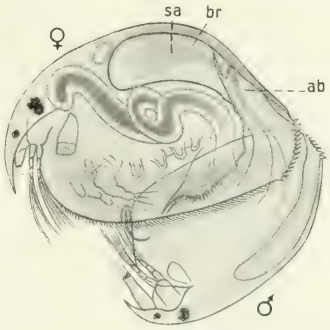


Fig. 100. Pärchen von Peracantha truncata in Paarungsstellung und im Augenblick der Samenübertragung. (Nach Weismann[66].) ab Hinterleibsspitze des Männchens, br Brutraum des Weibchens, sa Spermamasse.

Selbstverständliche Voraussetzung für alle diese primitiven, mit einer freien Abgabe der Geschlechtsprodukte verbundenen Begattungsformen war, daß sie in dem Medium des Wassers sich vollzogen. Nur dadurch wurde ja den Geschlechtszellen selbst die Möglichkeit einer freien Betätigung geboten, wie sie überall noch von ihnen zu fordern war. Soll das Ganze auf dem Lande sich abspielen, so muß für dieses fehlende flüssige Medium in irgendeiner Form Ersatz geschaffen werden. Das scheint zunächst schon einfach geschehen zu können durch die Samenflüssigkeit. So dann, wenn bei den Termiten tatsächlich keine echte Begattung stattfinden sollte, sondern das männliche Geschlechtstier seine Genitalöffnung nur nahe an das Hinterleibsende einer eierlegenden Königin heranbringen sollte, um sein Sperma über die eben abgelegten Eier zu ergießen[67]. So ganz sicher bei der Geburtshelferkröte, Alytes obstetricans[68]. Da findet der gesamte Paarungsvorgang im Gegensatz zu dem Gebahren aller übrigen Kröten durchaus auf

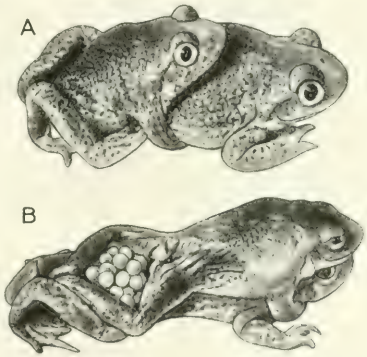


Fig. 101. Zwei aufeinanderfolgende Phasen des Begattungsaktes der Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans). (Nach Boulenger[68].)

dem Lande statt, im übrigen genau unter den gleichen Formen der Lendenumklammerung, wie sie bereits oben von Kröten im allgemeinen geschildert wurde (Fig. 101A). Beim Laichakte geht die Eiablage voraus unter tätiger Mitwirkung des Männchens, das zunächst mit seinen Vorderfüßen die Kloake des Weibchens bearbeitet, dann mit aller Kraft auf dessen Weichen drückt, worauf die Eier austreten und sich in dem von den Hinterbeinen des Weibchens umschlossenen Raum ansammeln. Im gleichen Augenblick läßt das Männchen die Lenden des Weibchens los, schiebt sich nach vorn, erfaßt das Weibchen jetzt am Halse (Fig. 101B) und läßt nun unter Erzittern des ganzen Körpers zu wiederholten Malen seinen Samen über die Eier strömen. Und trotz des veränderten Mediums der äußeren Umgebung vollzieht sich die Befruchtung der Eier in regelrechter Form.

Fig. 102. Pärchen von Phyllomedusa hypochondrialis bei der Eiablage. (Nach BUDGETT[69].)

Häufiger ist es nun freilich, daß auf dem Land ein wirklicher Ersatz für das fehlende Wasser geschaffen wird — durch Sekretmassen, welche die sich paarenden Geschlechtstiere selbst erzeugen. Beispiele dieser Art liefern uns tropische Frösche, die ihren Laich in den feuchten Urwäldern auf Blättern absetzen. Bei einem südamerikanischen Laubfrosch, der Phyllomedusa hypochondrialis, sucht das bereits in der für alle Frösche typischen Umklammerung vereinte Pärchen ein Pflanzenblatt auf, fügt dessen Ränder mit seinen Hinterbeinen zu einem Trichter zusammen (Fig. 102) und entleert dann in diesen Trichter hinein Eier und Samenzellen zugleich mit reichlichen wäßrigen Gallertmassen, die nun im besonderen das Medium abgeben, in dem sich die eigentliche Befruchtung vollzieht[69]. In noch eigenartigerer Weise werden Gallertmassen als flüssiges Medium verwendet bei dem javanischen Flugfrosch, Polypedates reinwardtii. Auch hier sucht das vereinigte Pärchen ein Laubblatt auf. An ihm heftet sich das Weibchen fest, es läßt ein von schleimiger Sekretmasse umhülltes Ei austreten, etwas Samenflüssigkeit wird darüber ergossen, und nun beginnen beide Geschlechter gleichzeitig durch gleichmäßige rasche Bewegungen der Hinterbeine die Schleimsubstanz zu bearbeiten, bis sie völlig zu Schaum geschlagen ist (Fig. 103) und damit das Medium hergestellt ist, in dem sich die Befruchtung vollzieht. Nach einer Ruhepause wird ein neues Ei gelegt, der Vorgang wiederholt sich von neuem und so geht das Ganze

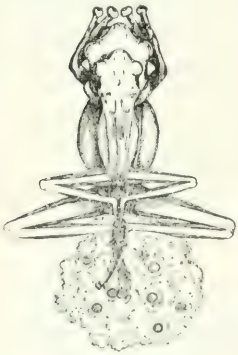


Fig. 103. Pärchen des javanischen Flugfrosches (Polypedates reinwardtii) während des Laichaktes. (Nach SIEDLECKI[70].)

weiter, bis alle Eier, sechzig bis neunzig an der Zahl, abgelegt und befruchtet sind[70].

Schleimsekrete spielen eine sehr bedeutsame Rolle bei der Begattung der Regenwürmer. Schon von einzelnen Schnurwürmern, wie Carcinonemertes, haben wir bei einer früheren Gelegenheit (S. 113) erfahren, daß die Tiere sich beim Paarungsakte mit einer besonderen Schleimhülle umgeben, es sollen die Geschlechter eines marinen Ringelwurmes, des Notomastus, durch Drüsensekrete fest vereinigt sein[71], und das gewinnt nun eine eminente Bedeutung bei den auf dem Lande kopulierenden Regenwürmern[72]. Die Tiere sind, wie wir ja wissen,

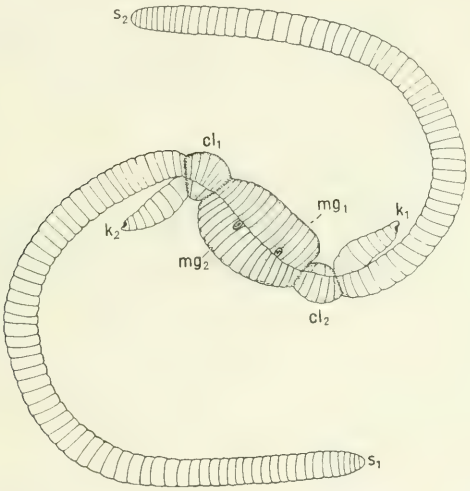


Fig. 104. Paarungsstellung zweier Regenwürmer (Allolobophora foetida). (Nach Andrews[72].) cl Clitellum, k Kopfende, mg männliche Geschlechtsöffnung, s Schwanzende. Die Zahlen bedeuten die Zugehörigkeit zum einen oder zum anderen Tier. Die Region der Schleimhülle ist punktiert.

Zwitter, sie zeigen in typischster Form eine wechselseitige Begattung. Zwei Würmer legen sich mit den Bauchseiten ihrer Vorderkörper in entgegengesetzter Richtung fest aneinander, so daß das Vorderende des einen Tieres dem Schwanzende des anderen zugekehrt ist, und sie in der Gesamtheit ihrer vereinigten Körper etwa eine S-förmige Figur bilden (Fig. 104). Die Vorderkörper selbst erhalten weiter in einem Bereich, der etwa vom achten Segment bis hinter die Clitellumregion reicht, einen überaus festen Zusammenschluß durch Drüsensekrete, welche die gesamte genannte Region mit einem durchscheinenden Schleimmantel umhüllen (Fig. 105). Es entstammen diese Schleimmassen zum größeren Teil den enorm entwickelten Hautdrüsen der etwa am Ende des

vorderen Körperdrittels gelegenen Gürtelringe (Clitellen), doch werden daneben Klebmassen auch noch geliefert von besonderen Hautdrüsen der Kontaktzone. Die Schleimhülle preßt beide Körper ganz außerordentlich fest aneinander, tiefe Einschnürungen sind davon äußere Zeichen. Ist die Vereinigung vollzogen, so erfolgt nach einiger Zeit die Abgabe des Spermas aus den im fünfzehnten Segment gelegenen, von aufgewulsteten Lippen umschlossenen männlichen Geschlechtsöffnungen beider Tiere, und dieses Sperma bewegt sich nun innerhalb der Schleimhülle, eingeschlossen in kapselförmige Samenbehälter, nach den Samentaschen (Receptacula seminis) hin, die im Bereich des neunten und zehnten Segmentes sich finden. Die Fortbewegung der in größerer Zahl sich aneinander anreihenden Spermakapseln erfolgt in vorübergehend sich ausbildenden Längsfurchen, über die in unregelmäßigen Zwischenräumen wellenförmige Muskelkontraktionen verlaufen, es leitet diese Bewegung das Sperma des einen Tieres wechselweise in die Receptacula des anderen Tieres über. Durch diese Receptacula wird dann der Samen, unter periodischem Abheben ihres Mündungsgebietes

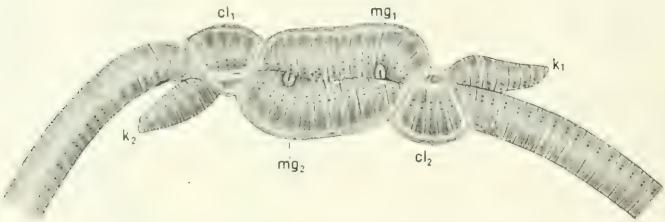


Fig. 105. Die vorderen Körperabschnitte zweier sich-paarender Regenwürmer. (Nach Foot[72].) Bezeichnungen wie in Fig. 104. Zwischen den beiden männlichen Geschlechtsöffnungen finden sich zahlreiche weißliche Samenkapseln.

von der dicht an- und gegenüberliegenden Gürtelregion des Partners, direkt aufgenommen und bis zum Akte der Eiablage aufbewahrt. Ist die Samenübertragung vollendet, so trennen einige kräftige Rucke die Würmer schnell voneinander, die leere Schleimhülle bleibt zurück.

Es ist ganz zweifellos, daß die Bedeutung der Schleimhülle als eines vermittelnden Mediums zu einer Selbstbetätigung der Geschlechtszellen hier bei den Regenwürmern sehr stark in den Hintergrund tritt, es wird die Hinleitung des Spermas an den Ort seiner Bestimmung eben vorzugsweise gesichert durch dessen Einschluß in besondere Samenkapseln oder Spermatophoren. Derartige gegen die Außenwelt abgeschlossene und der Wirkung des äußeren Mediums weniger stark ausgesetzte Samenpakete müssen für eine freie Abgabe besonders geeignet sein, zumal wenn, wie es ja bei den Regenwürmern schon geschehen ist, für ihre Aufnahme am Körper des Partners besondere Vorkehrungen getroffen werden. Und dann sehen wir tatsächlich Spermatophoren auch noch anderwärts zu Hilfe genommen, im Wasser und auf dem Lande. Im Wasser von den

Wassersalamandern. Die Abgabe des Spermas erfolgt bei ihnen stets in Form einer mehr oder weniger komplizierten Spermatophore, sie enthält die Samenmasse, die dann aktiv von dem Weibchen mit seinen Kloakenlippen in Berührung gebracht und den weiblichen Geschlechtsgängen zugeführt wird. Bei Amblystoma punctatum sind diese Spermatophoren noch recht einfach gestaltet (Fig. 106A), sie bestehen aus einem gallertigen, mit verbreiteter Scheibe der Unterlage aufsitzenden Säulchen, das auf seiner Spitze die schneeweise Samenmasse trägt. Dutzende solcher Spermatophoren werden in relativ kurzer Zeit von dem Männchen abgesetzt, das Weibchen kriecht dann langsam über eine derselben hinweg und bedeckt sie mit seiner Kloake, worauf die Spermatozoen in selbsttätiger Bewegung aus dem Spermapaket in die Kloake des Weibchens einzuwandern beginnen, vielleicht chemotaktisch angezogen von Sekreten der weiblichen Geschlechtsgänge[73]. Bei Diemyctylus viridescens wird die eigentliche Spermamasse von einem dünnen zugespitzten Säulchen getragen (Fig. 106B).

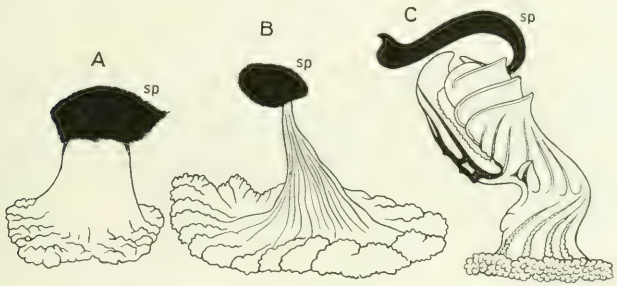


Fig. 106. Spermatophoren verschiedener Wassersalamander: A von Amblystoma punctatum, B von Diemyctylus viridescens, C von Triton taeniatus und palmatus. (A, B nach Smith[73], C nach Zeller[75].) sp Spermamasse.

Das Männchen setzt nach vorausgegangenem Liebesspiel unter langsamem Dahinkriechen, seinen Körper hin und her krümmend, mehrere solcher Spermatophoren ab, das Weibchen folgt unmittelbar hinterher ihm nach, seine Schnauze gegen den Schwanz und die weit aufgesperrte Kloakenmündung des Männchens andrückend, schiebt sich langsam und vorsichtig über eine der abgesetzten Spermatophoren hinweg und nimmt die Spermamasse mit seiner Kloakenspalte von dem tragenden Gallertsäulchen ab. Die Kloakenspalte selbst bleibt hier ebensowohl geschlossen wie bei Amblystoma, es hängt die Spermamasse nur äußerlich der rauhen, von Papillen besetzten Unterfläche des weiblichen Kloakenwulstes an, sie beginnt hier sich auszubreiten, förmlich zu zerfließen, worauf die Samenfäden wiederum selbsttätig durch die geschlossene Kloakenspalte hindurch nach innen wandern[74]. Und ähnlich verlaufen die entsprechenden Vorgänge endlich auch bei unseren Tritonen. Die Ausbildung der Spermatophore erreicht hier den

Höhepunkt ihrer Entwicklung, sie weist eine sehr kompliziert gestaltete Becher- oder Glockenform auf, an deren oberem Rande die stiftförmige, leicht gebogene Spermamasse befestigt ist (Fig. 106C)[75]. Der gegenseitige Anteil beider Geschlechter an Abgabe und Aufnahme der Spermatophore ist ein noch stärkerer als bei Diemyctylus. Das Weibchen folgt dem langsam vorankriechenden, platt dem Boden aufgedrückten Männchen nach, seine Schnauze dicht dem nach der Seite abgebogenen Schwanz des Männchens anlegend, bis das Männchen anhält, unter Hebung seiner Schwanzwurzel die weit aufgesperrte Kloakenmündung vorpreßt und in dem Augenblick, wo das Weibchen mit seiner Schnauze diesen Körperteil berührt, in höchster geschlechtlicher Erregung die Spermatophore ausstößt. Dann kriechen beide weiter und wenn dabei jetzt das Weibchen mit seiner Kloake über die eben abgesetzte Spermatophore hinwegstreicht, so wird dann wiederum die Spermamasse aus ihrem Behälter herausgenommen (Fig. 107). Und so kann eine zweite und dritte Spermatophore abgesetzt und aufgenommen werden[76]. In toto wird aber die Samenmasse auch hier nicht dem weiblichen Körper einverleibt, das finden wir erst beim Axolotl[76] oder bei

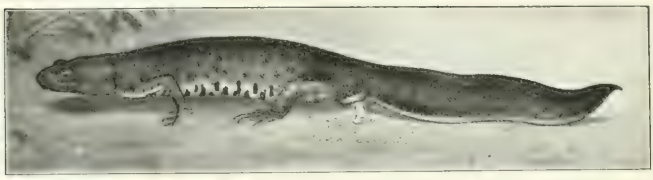


Fig. 107. Weibchen von Triton cristatus, im Augenblick der Abnahme der Spermamasse von ihrem Gallertträger. (Aus Hesse-Doflein[78].)

Glossoliga hagenmülleri[77], wo tatsächlich die weit geöffneten Kloakenlippen aktiv das Samenpaket umfassen und aufnehmen, wo die Weibchen des letztgenannten Salamanders direkt beim Suchen der Spermatophore den Boden mit den Kloakenlippen abtasten. Und bringen wir diese eigenartigen Vorgänge in Zusammenhang mit den leitenden Gesichtspunkten unserer Gesamtdarstellung, so bedeutet das alles ja gleichfalls nichts anderes als eine dem Körper des Weibchens zugefügte Applikation frei abgesetzten Spermas, nur daß diese Applikation hier nicht unmittelbar vom Männchen ausgeführt wird, sondern der besonderen tätigen Mitwirkung von seiten des Weibchens selbst bedarf.

Das gleiche Verfahren kann auch auf dem Lande angewandt werden. Es geschieht bei unseren Erdmolchen der Gattung Salamandra[79]. Aktiv betätigt sich da das Männchen zunächst durch eine eigenartige Umklammerung des Weibchens, es schiebt sich von hinten her unter das Weibchen, umfaßt dessen Vorderbeine mit seinen eigenen und schleppt es so rücklings längere Zeit umher. Als zweiter Akt erfolgt dann das Absetzen der dreiseitigen, pyramidenartig ge-

formten Spermatophore, und sowie das geschehen ist, schlägt das Männchen seinen Leib unter dem des Weibchens hinweg zur Seite. Damit kommt die Kloakenöffnung des mitgeschleppten Weibchens grade auf die Stelle des Bodens zu liegen, wo eben die Spermatophore abgesetzt worden ist, die Aufnahme des Spermas ist gesichert.

Sehr merkwürdig ist es, daß sich dieser doch immerhin recht eigenartige Modus der Samenübertragung in einer ganz anderen Tiergruppe fast unter ganz den gleichen Erscheinungsformen zu einem zweiten Male herausgebildet hat, bei den Pseudoskorpionen. Diese Spinnentiere sind echte Landtiere, ihre Paarung vollzieht sich also auch auf dem Lande. Bei gewissen Chernes-Arten in der einfachen Form, daß das Männchen sein Abdomen mit der in dessen vorderen Hälfte gelegenen Geschlechtsöffnung auf den Boden aufpreßt und ein mit Drüsen-

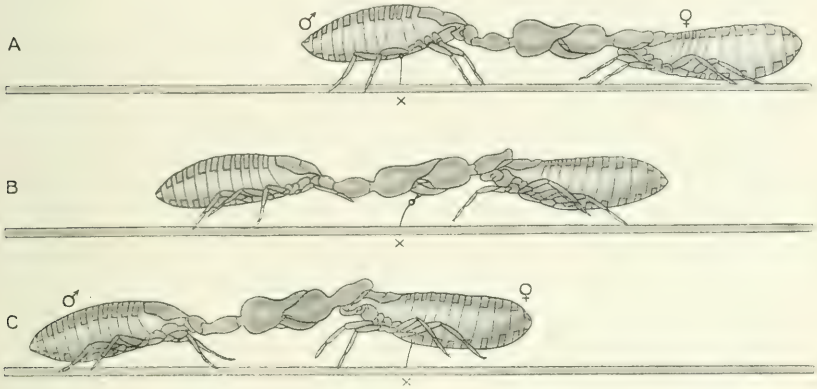


Fig. 108. Drei aufeinanderfolgende Phasen des Paarungsaktes von Chernes cyrneus. (Nach Kew[81].)

sekreten gemischtes Häufchen von Spermatozoen absetzt, worauf das Weibchen seinen Platz einnimmt und mit der gleichen Bewegung das Spermahäufchen in seine Genitalöffnung einführt[80]. Es können die Begleitumstände dieses Aktes aber sehr viel komplizierter sein, und kaum kann dann Absonderlicheres erdacht werden als das, was uns etwa die Geschlechter von Chernes cyrneus in ihrem Gebahren vorführen[81]. Die Geschlechter nähern sich Kopf gegen Kopf bis in Greifnähe, dann packt das Männchen mit seiner einen Schere das Weibchen an eben einer solchen Schere und hält es fest (Fig. 108A). Es folgt die Abgabe einer Spermatophore: das Männchen drückt die vordere Partie seines Abdomens da, wo die Geschlechtsöffnung gelegen ist, an den Boden an, hebt ihn wieder empor und läßt dabei einen kugeligen Spermatropfen zurück, der auf einem dünnen weißlichen Stiel frei über dem Boden schwebt (Fig. 108A, B). Jetzt be-

ginnt das Männchen, die Spermatophore an ihrem Ort zurücklassend, rückwärts zu schreiten und dabei das Weibchen nachzuziehen, bis dessen Körper mit seiner Geschlechtsöffnung unmittelbar über der Spermatophore sich befindet (Fig. 108B). Und dann führt die weibliche Genitalöffnung mit ihren weit geöffneten Rändern eine schnappende Bewegung aus, nimmt mit einem Schluck den ganzen Spermatropfen auf (Fig. 108C). Mehrere Stunden lang kann sich das alle acht bis zehn Minuten wiederholen. Alles in allem genau der gleiche Vorgang, wie wir ihn im Wasser bei der Samenübertragung der Wassersalamander beobachten konnten, schließlich das Ganze auch hier nichts anderes als eine eigenartige Form der Spermaapplikation.

7. Kapitel

Die unechten Begattungsorgane (Gonopodien) und ihre Betätigung

Applikation des Spermas in die weibliche Genitalöffnung unter Zuhilfenahme normaler Extremitäten bei Gliedertieren. Umbildung männlicher Extremitäten zu spermaübertragenden Greiforganen, bei Milben, Copepoden, Tausendfüßlern. Der gonopodiale Kiefertaster der Spinnenmännchen und seine Verwendung. Der spermaübertragende Apparat der Libellen. Hectocotylusbildungen der Tintenfische und ihre Betätigung. Umwandlung von Abdominalextremitäten zu kontinuierlichen Sperma-Leitungsbahnen bei höheren Krebstieren (Decapoden und Isopoden). Das Analflossen-Gonopodium der Cyprinodontiden. Zusammenfassende Definition des Begriffes Gonopodium.

Mehr und mehr machte sich in der Anwendung primitiver Begattungsformen, soweit wir sie im vorigen Kapitel kennen gelernt haben, das Bestreben geltend, den männlichen Samen nicht nur dem weiblichen Körper zu applizieren, sondern ihn direkt diesem Körper irgendwie einzuverleiben, wodurch neben einer Ersparnis an Samenmasse eine erhöhte Sicherung der Befruchtung erreicht wurde. Merkwürdigerweise verhielt sich dabei das Männchen ziemlich passiv, zum wenigsten insofern als ihm für die unmittelbare Samenübertragung keinerlei besondere Werkzeuge seines Körpers zur Verfügung standen, ja häufig die entscheidenden Handlungen der Samenübergabe vom weiblichen Organismus ausgeführt wurden. Das ist aber nicht stets so und eine neue Gruppe von Erscheinungen wird uns eine überreiche Fülle von Sonderbildungen vorzuzeigen vermögen, die am Körper männlicher Geschlechtstiere auftretend einzig und allein dazu dienen, das frei abgegebene Sperma mit Sicherheit in den weiblichen Körper einzuführen. Auch hier soll unser Weg vom einfachen zum komplizierteren leiten.

Bei einer ganzen Anzahl von Gliedertieren werden von den Männchen vordere Körpergliedmaßen dazu benutzt, um das abgegebene Sperma in die weibliche Geschlechtsöffnung förmlich hineinzustopfen. Das Männchen einer unserer gewöhnlichsten Zecken, von Ixodes ricinus, verfährt dabei derart, daß es zunächst unter das Weibchen kriechend mit seinem in die weibliche Geschlechtsöffnung eingesenkten Rüssel eine Erweiterung derselben vornimmt, dann sich mit dem Körper vorschiebend seine Genitalöffnung in die Nähe der weiblichen bringt, an derselben einen von einer zähflüssigen Hüllmasse umschlossenen Spermaballen absetzt, wiederum in die alte Lage zurückkehrt und nunmehr

unter schiebenden und drückenden Rüsselbewegungen den Spermaballen in die Vagina hineinpfropft[1]. Ganz ähnliches ist von einem Tausendfüßler, von Glomeris conspersa, beschrieben worden[2]. Das Männchen umfaßt zuerst mit seinen zangenartig umgestalteten hintersten Füßen das Weibchen in der Gegend des zweiten Rumpfsegmentes, an dessen Hinterrand die weiblichen Geschlechtsöffnungen liegen, rollt dann seinen Körper derart ein, daß sein Kopf unmittelbar mit der ergriffenen Genitalregion des Weibchens in Berührung kommt, nimmt während dieser Einrollung das austretende Sperma von seinen eigenen Genitalporen, die gleichfalls zwischen zweitem und drittem Rumpfsegment gelegen sind, mit Hilfe der Mandibeln ab und überträgt es durch diese auf die weiblichen Genitalmündungen. Noch allgemeiner scheinen derartige Formen der Samenübertragung verbreitet zu sein bei der niederen flügellosen Insektengruppe der Collembolen. Im Verlaufe eines eigenartigen Vorspiels, bei dem die Fühler als Halteorgane dienen, und die Geschlechter Kopf gegen Kopf gewendet eigenartige rotierende Körperbewegungen ausführen (vergl. S. 321, Fig. 317), setzt das Männchen zunächst einen Spermatropfen auf die Erde ab, macht sich dann vom Kopf des Weibchens los, beschmiert mit Hilfe der Vorderbeine seine Mundteile mit dieser Samenflüssigkeit, schiebt seinen Kopf unter den Hinterleib des Weibchens und flößt unter heftigen Stößen mit Hilfe seiner Mundwerkzeuge den Samen der sich infolge der gewaltsamen Bearbeitung erweiternden, ja umstülpenden weiblichen Geschlechtsöffnung ein. So ist der Vorgang im einzelnen genau beobachtet worden von Sminthurus novemlineatus[3]. Am gewaltsamsten offenbaren sich derartige vom Männchen angewandte Methoden bei den Walzenspinnen (Solifugen)[4]. Das Männchen von Galeodes caspius, einer in den Steppen Südrußlands lebenden Walzenspinne, springt in plötzlichem Angriff auf das Weibchen und greift so heftig zu, daß dieses Weibchen chokartig in einen förmlichen Starrezustand verfällt und das Männchen mit ihm nach Belieben verfahren kann. Es dreht zunächst den Körper des Weibchens mit der Bauchfläche nach oben, bearbeitet dieselbe gewaltsam unter Bissen und zerrt schließlich so heftig mit seinen Cheliceren an der vorn am Abdomen gelegenen weiblichen Genitalpartie herum, daß diese, die zunächst nur als feiner Ritz äußerlich kenntlich war, wulstförmig vortritt und schließlich zu einem klaffenden Spalt wird. Die Vorbereitungen haben das Männchen auf den Höhepunkt seiner Erregung gebracht, unter zitternden Tasterbewegungen und mit leicht gehobenem Hinterleib läßt es aus der Genitalöffnung einen klebrigen Spermaballen hervorquellen und setzt ihn auf dem Boden ab. Kaum ist dies geschehen, so ergreift das Männchen die Spermamasse in blitzschneller Bewegung mit seinen Cheliceren und stopft sie in die weit offene weibliche Geschlechtsöffnung hinein, wobei abwechselnd rechte und linke Chelicere mit großer Heftigkeit tätig sind. Alle diese Manipulationen müssen für das Weibchen recht schmerzhaft sein, es wehrt und sträubt sich, wird aber von dem Männchen festgehalten, bis dieses schließlich die aufgeschwollenen Ränder der weiblichen Geschlechtsöffnung mit seinen Cheliceren zusammenkneift, damit die applizierten Samenmassen, die übrigens aus zahlreichen körnerartigen Spermatophoren bestehen, nicht wieder heraus-

quellen, sich mit einem Sprung von dem mißhandelten Weibchen löst und davonläuft. Das Ganze hat nur einige wenige Minuten gedauert.

Gliedmaßen können als wirkliche Greiforgane dazu dienen, Spermapakete oder Spermatophoren an der weiblichen Geschlechtsöffnung anzubringen. Bei schmarotzenden Milben aus der Familie der Gamasiden, wie etwa bei Haemogamasus hirsutus, schiebt sich das Männchen, ähnlich wie wir es schon von den Zecken kennen gelernt haben, unter das Weibchen, so daß Bauchfläche gegen Bauchfläche gekehrt ist, ergreift mit den Cheliceren die aus seiner Geschlechtsöffnung als flaschenförmiges Gebilde vortretende Samenkapsel und überträgt dieselbe, sie freischwebend zwischen den beiden Oberkiefern haltend (Fig. 109), nach dem Ort der weiblichen Genitalöffnung, um ihren Inhalt daselbst zu entleeren. Die leere Kapsel bleibt dann noch an den Oberkiefern des Männchens hängen, bis sie bei einem Reinigungsakte abgestreift wird[5]. Bei anderen Gamasiden kann übrigens wohl auch die Samenkapsel als Ganzes in die Vagina eingeführt werden. Und wieder bei anderen Milben, bei Wassermilben, da vermittelt nicht das Paar der Oberkiefer, sondern das dritte Beinpaar die Samenübertragung[6]. Der Vorgang selbst verläuft bei einer solchen Milbe, bei Curvipes, folgendermaßen. Das

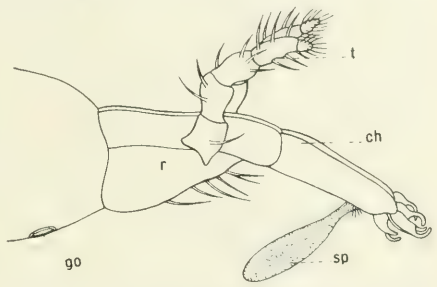


Fig. 109. Seitliche Ansicht des Vorderkörpers von Haemogamasus hirsutus. (Nach Michael[5].) ch Oberkiefer (Cheliceren), go männliche Geschlechtsöffnung, r Rüssel, sp Spermatophore, t Taster.

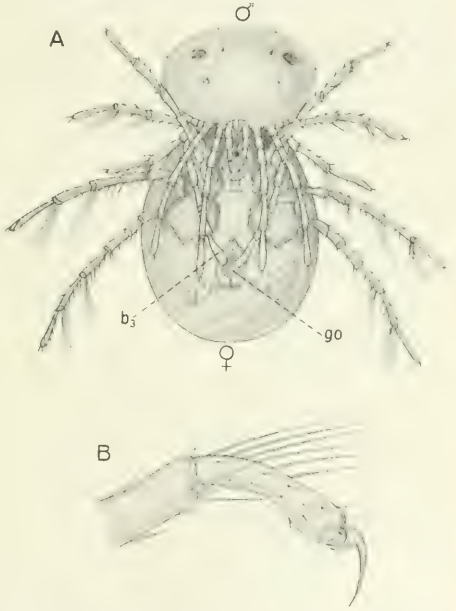


Fig. 110. Paarungsvorgang bei den Hydrachniden: A Paarungsstellung von Curvipes conglobatus, B Endglied des dritten Beinpaares von Curvipes aduncopalpis. (Nach Piersig[6].) b_3 drittes Beinpaar des Männchens, go weibliche Geschlechtsöffnung.

Männchen ergreift das heftig zappelnde Weibchen von vorn her, hält es mit seinen Beinen umklammert und legt sich dabei derart über dasselbe, daß seine Brust sich gegen den Kopf des Weibchens stemmt und sein Vorderkörper der Bauchfläche des Weibchens zugekehrt ist (Fig. 110A). Die Spitzen des dritten Beinpaares ruhen beim Männchen während der Paarungszeit in einer besonderen taschenförmigen Einstülpung der Bauchseite, der gleichen, in der auch die kleine Geschlechtsspalte gelegen ist. Jetzt erfolgt zunächst die Entleerung des Spermas in diese Tasche, hier wird das Sperma dann aufgenommen von den leicht gebogenen, mit krummen Krallen und Haken besetzten Endgliedern des dritten Beinpaares (Fig. 110B) und schließlich durch diese Beine, die sich dann aus der Tasche herausziehen und unter tastendem Betupfen der Bauchfläche des Weibchens dessen Geschlechtsöffnung aufsuchen, eben diesem Orte appliziert (Fig. 110A). Bei einem zweiten Hydrachniden, bei der Gattung Piona, ist ein ganz ähnlicher Verlauf der Samenübertragung beobachtet worden, ein solcher scheint also eine allgemeinere Verbreitung zu besitzen. Er gewinnt für uns eine erhöhte Bedeutung dadurch, daß bei ihm die zur Samenübertragung benutzten Körperanhänge in der besonderen Formung ihres Endgliedes eine spezifische Umgestaltung in Rücksicht auf ihre geschlechtliche Betätigung erfahren haben. Es sind besondere Paarungswerkzeuge, Gonopodien, entstanden. Und das ist ein Vorgang, der sich bei den Gliedertieren als überaus wirksam in seiner gestaltenden Kraft gezeigt hat.

Zunächst bei der niederen Krebstierordnung der Copepoden[7]. Hier ist es das fünfte Thorakalfußpaar, das bei den Männchen bestimmter Familien zur Ausführung der Spermaübertragung hochgradig umgestaltet ist. Für die Darlegung der komplizierten Geschehnisse wollen wir uns vorerst an ein spezielles Beispiel, an einen unserer gewöhnlichsten Süßwassercopepoden, an Diaptomus gracilis,[1] halten. Zunächst besitzen die männlichen Copepoden ganz allgemein in ihren Vorderantennen besondere Greiforgane zum Einfangen und Festhalten der Weibchen (vergl. dazu Kap. 11, S. 319ff.), sie benutzt auch das Männchen von Diaptomus, um damit ein Weibchen an der Hinterleibsgabel, der Furca, zu ergreifen. Wild schießen beide Tiere im Wasser umher, beruhigen sich aber schließlich und sinken in einer Linie hintereinander gelagert zu Boden, so wie es Fig. 315 (S. 320) von Canthocamptus zeigt. Währenddem tritt bereits beim Männchen aus seiner am ersten Abdominalsegment gelegenen Geschlechtsöffnung eine lang schlauchförmige gestielte Spermatophore aus, sie schiebt sich nach vorn über die hinteren Thorakalsegmente hinweg und kommt so in unmittelbare Berührung mit dem linken Fuß des fünften Thorakalsegmentes. Dieser selbst ist durchaus noch ein typischer Spaltfuß, aber durch das Zusammenwirken von Innen- und Außenast zu einer kleinen Zange umgestaltet (Fig. 111A). Zwischen die beiden Äste dieser Zange gleitet die Spermatophore mit ihrem Stiele hinein, es schließt sich die Zange und die Spermatophore wird festgehalten (Fig. 113). Ist das geschehen, so sucht das Männchen unter äußerster Anspannung seiner Muskelkräfte seinen Körper an den des Weibchens heranzuschnellen (Fig. 112) und sowie ihm das gelungen ist, einen neuen Halt am Leib des

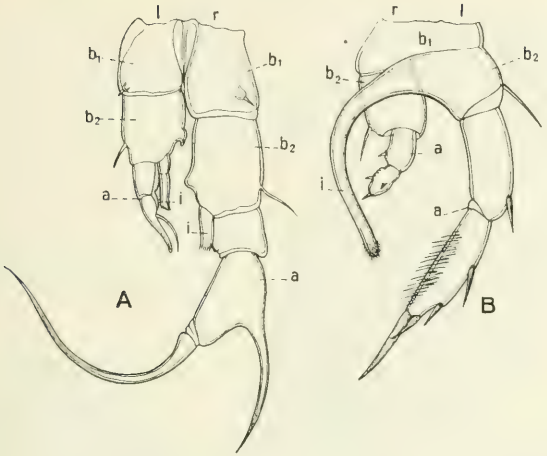


Fig. 111. Fünftes Thorakalfußpaar männlicher Copepoden: A von Diaptomus zachariasi, B von Heterocope saliens. (Nach SCHMEIL[2].) a Außenast, $b_{1,2}$ die beiden Basalglieder des Stammastes, i Innenast. l, r bedeuten links und rechts.

Weibchens zu gewinnen. Zu diesem neuen Halt verhilft der gleichfalls umgestaltete rechte Fuß des fünften männlichen Thorakalsegmentes. Er ist ein Greiforgan geworden, sein Innenast ist ganz rudimentär, der starke Außenast mit einem mächtigen Greifhaken ausgerüstet (Fig. 111 A). Dieser Greifhaken wird um das Abdomen des Weibchens von oben und hinten her herumgeschlagen, während gleichzeitig das Hinterleibsende des Männchens sich gegen die Bauchseite des letzten weiblichen Thorakalsegmentes legt (Fig. 113). Jetzt hat das Männchen einen sicheren Halt gewonnen, um das Absetzen der Spermatophore vornehmen zu können. Der linke, die Spermatophore haltende Fuß gleitet prüfend über das weibliche Genitalsegment hinweg, bis er die richtige Stelle gefunden hat, und klebt die Spermatophore daselbst an, worauf deren Inhalt von den weiblichen Geschlechtsgängen aufgenommen wird und die leere Hülle zurückbleibt (Fig. 113). Diese Handlung der Spermatophorenübertragung wird mehrfach und selbst vielfach wiederholt, so daß man schließ-

Fig. 112. Pärchen von Diaptomus gracilis im Augenblick des Herumschnellens des Männchens. (Nach WOLF[2].)

lich eine größere Zahl leerer Hüllen an der Bauchfläche des weiblichen Genitalsegmentes haften findet.

Nicht alle Copepoden zeigen diese komplizierten Einrichtungen, es sind im besonderen die sog. Gymnoplea (Calaniden, Centropagiden), welche sie besitzen, in großer Mannigfaltigkeit der Gestaltung im einzelnen. Ich wähle noch ein Beispiel heraus, die ganz wie Diaptomus zu den Centropagiden unserer heimischen Gewässer gehörige Heterocope (Fig. 111B). Da ist zunächst der linke und nicht der rechte Fuß zum Greiffuß geworden, dessen mächtige Äste hier gegeneinander wirken, um das

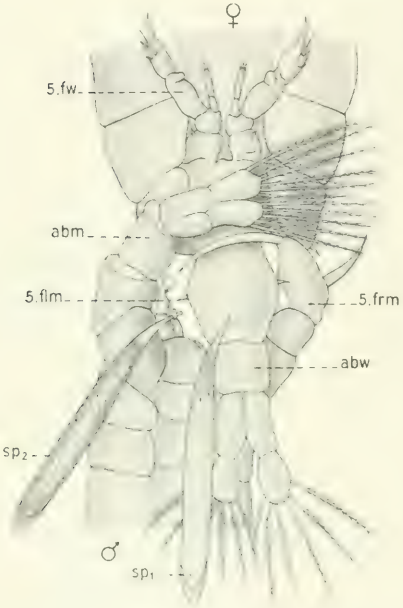


Fig. 113. Stellung der Geschlechter von Diaptomus gracilis während des Anheftens einer Spermatophore (in Ventralansicht der hinteren Körperhälften beider Geschlechter). (Nach Wolf[7].) abm, abw Abdomen des Männchens und Weibchens, 5. flm, 5. frm linker und rechter fünfter Thorakalfuß des Männchens, 5. fw fünfter Thorakalfuß des Weibchens, sp Spermatophoren.

Fig. 114. Paarungsstellung der Geschlechter von Cyclops fuscus. (Nach Wolf[7].)

weibliche Abdomen zwischen sich zu fassen, da bildet dann, ebenfalls umgekehrt, jetzt der rechte Fuß die Zange zum Festhalten der Spermatophore. Aber nicht durch Gegeneinanderstellung von Außen- und Innenast, sondern dadurch, daß bei völligem Schwunde des Innenastes sich der Außenast gegen das zweite Basalglied einschlägt. Und bei anderen Formen sind die Einzelheiten wieder anders, gleich bleibt überall die Wirkungsweise.

Die Gruppe von Copepoden, der alle diese Einrichtungen fehlen, ist die der Podoplea, zu denen als einheimische Familien die Cyclopiden und Harpacticiden gehören. Die Übertragung der Spermatophoren erfolgt bei ihnen in der einfachen Form direkten Anklebens an das weibliche Genitalsegment von der männlichen Geschlechtsöffnung aus. Wobei dann die Geschlechter der Harpacticiden, wie etwa von Canthocamptus, nur wenig veränderte Greifstellungen zeigen (vergl. Fig. 315 auf S. 320), die Cyclopiden dagegen in abweichender Form die geschlechtliche Vereinigung eingehen. Es ergreifen, bei Cyclops etwa, die männlichen Greifantennen das Weibchen um das vierte Thorakalbeinpaar derart, daß beide Tiere mit ihren Bauchseiten einander zugekehrt sind (Fig. 114), eine Art Klimmzug des bedeutend kleineren Männchens, vom Weibchen unterstützt durch Emporziehen seiner umklammerten Thorakalbeine, bringt dessen Ge-

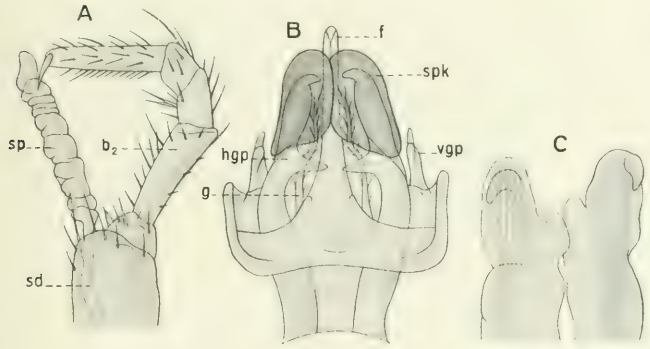


Fig. 115. Der spermaübertragende Apparat der Chordeumiden: A das zweite Bein eines Männchens von Orthochordeumella pallida mit austretender Samenmasse, B die beiden Gonopodenpaare des siebenten Körperringes von Orthochordeuma germanicum, C die ausgestülpten Hüftsäcke von Chordeuma silvestre. (Nach Verhoeff[8].) b_2 zweites Bein, f hakenförmiger Fortsatz der vorderen Gonopoden, g Geißelfortsatz der hinteren Gonopoden, hgp hintere Gonopoden, sd Samenleiter, sp Spermamasse, spk Hohlkappe der Spermatophore, vgp vordere Gonopoden.

schlechtsöffnung auf gleiche Höhe mit dem weiblichen Genitalsegment, worauf die Anheftung der Spermatophore erfolgen kann.

Ein zweites Mal begegnen wir der Verwendung von Extremitäten zur Spermaübertragung bei Tausendfüßlern, bei den Diplopoden. Als Regel kann für deren Mehrzahl gelten — eine Ausnahme bildet die bereits besprochene Glomeris mit verhältnismäßig einfachen Gewohnheiten —, daß die beiden Beinpaare des siebenten Körperringes zu besonderen Kopulationsfüßen, sog. Gonopoden, umgewandelt sind. Nach welchem Prinzip, das zeigen uns zunächst die Chordeumiden in Vorgängen, die grundsätzlich mit den uns von Copepoden bereits bekannt gewordenen übereinstimmen, im besonderen aber viel verwickelter ablaufen. Orthochordeuma mag als Beispiel dienen[8]. Das Sperma tritt in einem ersten Akte in Form wurstförmiger zäher Massen aus den neben den

Hüftgliedern des zweiten Beinpaares gelegenen Geschlechtsöffnungen aus (Fig. 115A) und wird von dem Männchen selbst unter Einkrümmung seines Vorderkörpers in besondere Hüftsäcke des achten Körperringes eingefüllt. Ein zweiter Akt setzt ein mit der Tätigkeit des hinteren Beinpaares des siebenten Körperringes. Es besteht aus zwei mächtigen Zangen und zwei eigenartig zerschlitzten Geißeln (Fig. 115B). Auf jeder Geißel mündet eine Drüse aus, ihr austretendes Sekret formt sich jederseits zu einer glockenartigen Hohlkappe von zäher Konsistenz und wird in dieser Form über die Zangenfortsätze gestülpt. Und nun kann ein dritter Akt beginnen, unmittelbar vor der eigentlichen Paarung. Es neigen sich die Zangen mit ihren Hohlkappen gegen den achten Körperring, dessen samenerfüllte Hüftsäcke stülpen sich unter einem von innen her wirkenden Blutdruck aus (Fig. 115C) und pressen ihre Samenmassen in die Hohlkappen hinein. Letztere verändern ihr Äußeres,[1] sie verlöten in der Mittellinie, ihre Öffnungen verschließen sich mit einem Deckel und damit ist endlich die Spermatophore für eine Übertragung fertig gestellt. Diese vollzieht sich in einem letzten Akte jetzt unter aktiver Betätigung der vorderen Extremitäten des siebenten Körperringes. Von ihnen, den vorderen Gonopoden, wird unter Vermittelung eines langen hakenförmigen Fortsatzes (Fig. 115B) die Spermatophore ergriffen und der weiblichen Geschlechtsöffnung angeklebt. Der ganze Vorgang kann bei den einzelnen Vertretern der Familie etwas abändern, grundsätzlich bleibt er der gleiche und grundsätzlich geschieht auch hier nichts weiter, als daß besonders umgestaltete Extremitäten bei der Anheftung einer Spermatophore am weiblichen Körper behilflich sind.

Bei den übrigen Familien der Diplopoden erfolgt die Übertragung des Samens nicht in Form einer Spermatophore, sondern als Flüssigkeitsmasse. Demgemäß müssen die Einrichtungen andere werden. Die Polydesmiden sind genügend genau studiert, um eine etwas klarere Vorstellung von den wiederum sehr komplizierten Vorgängen gewinnen zu lassen[2]. Es ist nur das vordere Beinpaar des siebenten Körperringes zu Gonopoden umgestaltet, dieses aber in allen seinen Teilen (Fig. 116). Das Hüftglied ist stark verlängert oder aufgetrieben, von einer mächtigen Muskulatur erfüllt. In scharfem Winkel dagegen abgesetzt sind Schenkelstück und Schiene, beide nicht selten miteinander verwachsen. Am Grunde ihrer Innenseite setzt eine tiefe Grube ein, die sich allmählich verengt und als schmale Rinne bis zur Schienenspitze hinführt, wo sie endet, zuweilen unter Bildung einer kleinen Hohlblase. Die Fersenglieder oder Tarsen sind stets frei von der Rinne. Als eigenartige Sonderbildung der Hüfte ist das sog. Hüfthörnchen zu erwähnen, das als bewegliches Gebilde in den Anfangsteil der Schenkelgrube hineinragt. Über die Funktion des ganzen Apparates sind wir leider weniger gut unterrichtet als über den morphologischen Aufbau. Am wahrscheinlichsten ist es, daß die Spermatropfen, die aus den auch hier in der Nähe des zweiten Beinpaares gelegenen Geschlechtsöffnungen austreten, von der mit starken Borsten besetzten Schenkelgrube aufgenommen und in der Schienenrinne weiter geleitet werden, letzteres vor allem wohl dann, wenn eine Hohlblase an der Spitze dieser Rinne eine Art Samenbehälter abzugeben vermag.

In einem zweiten davon völlig unabhängigen Akt wird dann während der Paarung das Gonopodium die in seinen Rinnen und Behältern eingeschlossenen flüssigen Samenmassen auf oder in die sehr kompliziert gebauten, sich während der

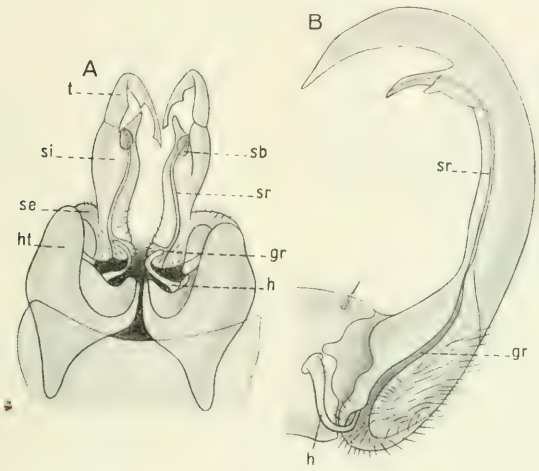


Fig. 116. Die Gonopoden der Polydesmiden: A von Polydesmus complanatus, B von Platyrhacus. (Nach Attems[9].) gr Schenkelgrube, h Hüfthörnchen, ht Hüftglied, sb Samenbehälter, se Schenkelstück, si Schiene, sr Samenrinne, t Tarsus.

Kopula weit vorstülpenden weiblichen Geschlechtsöffnungen überleiten. Die äußeren Vorgänge der Paarung sind uns bekannt. Das Männchen umklammert mit seinen zahlreichen Füßen fest das Weibchen, derart, daß Bauchseite gegen Bauchseite gewendet ist und der Kopf des Männchens über den des Weibchens vorragt (Fig. 117). Bei dieser Lagerung kommen die weiblichen Geschlechtsöffnungen am zweiten Körperring unmittelbar dem gonopodentragenden siebenten Körperring des Männchens gegenüber zu liegen, und die Gonopoden können ihre eben angedeutete Tätigkeit ausüben, die übrigens einen äußerlich erkennbaren Ausdruck in starkem Anschwellen des siebenten Körperringes findet.

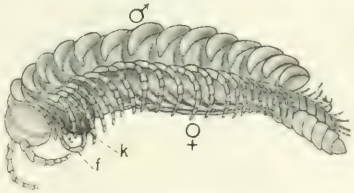


Fig. 117. Paarungsstellung der Geschlechter von Polydesmus complanatus. (Nach vom Rath[9].) f Fühler des Weibchens und k dessen Kopf.

Am allerkompliziertesten sind derartige Gonopoden dann bei den Juliden gebaut. Hier sind wieder beide Beinpaare des siebenten Körperringes zu solchen umgebildet, hier sind ferner zugleich Samenrinnen entwickelt. Über die funk-

tionelle Bedeutung der einzelnen Teile wissen wir indessen nichts Sicheres, weshalb dieser Hinweis genügen möge[10].

Anzuführen wären in diesem Zusammenhange des weiteren die merkwürdigen Kopulationsfüße einer den Geißelskorpionen nahe stehenden Familie der Spinnentiere, der Familie der Cryptostemmatiden[11]. Es sind das kleine Spinnentiere des tropischen Afrikas und Südamerikas. Bei den Weibchen ist das dritte Beinpaar ganz normal gestaltet, bei den Männchen ist es sehr sonderbar umgeformt, wie ein einzelnes Beispiel, Cryptocellus, zeigen möge (Fig. 118). Die Umbildungen betreffen den Fersenabschnitt. Da ist der Metatarsus stark aufgetrieben und an der einen Seite tief ausgehöhlt, weist zudem an der gleichen Seite einen gelenkigen spitzen Fortsatz auf. Das zweite eigentliche Tarsalglied trägt eine löffelförmig gestaltete Platte und diese nimmt in ihre Höhlung einen genau sich einfügenden Fortsatz des ersten Tarsalgliedes auf. Der ganze Tarsalapparat ist zudem in seiner Gesamtheit gegen den Metatarsus einklappbar und deckt alsdann dessen Aushöhlung. Ganz zweifellos haben wir hier ein echtes Gonopodium vor uns, das die Samenübertragung ausführt; in welcher Weise freilich dieselbe vor sich geht, ist nicht bekannt.

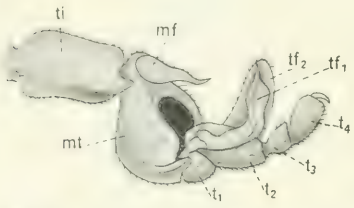


Fig. 118. Das dritte Bein eines männlichen Cryptocellus simonis. (Nach Hansen and Sörensen[11].) mf beweglicher Fortsatz des Metatarsus (mt), t_{1-4} die vier Tarsalglieder, $tf_{1,2}$ Fortsätze des ersten und zweiten Tarsalgliedes, ti Tibia.

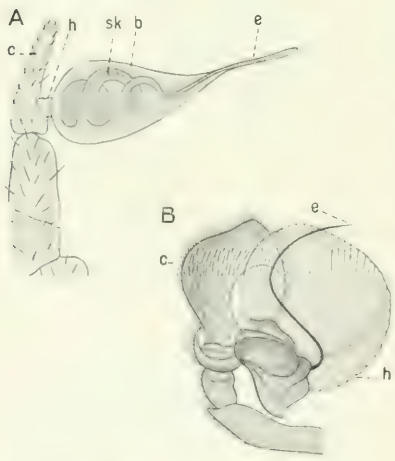


Fig. 119. Kiefertaster verschiedener Spinnenmännchen: A von Segestria senoculata, B von Marpissa muscosa. (A nach Wagner[12], B nach von Hasselt[13].) b Bulbus, c Cymbium, e Embolus, h Haematodocha, sk Spermakanal.

Und nochmals, und wieder in anderer Form, werden echte Körperanhänge zu Gonopodien bei den echten Spinnen, bei den Araneiden. Paarungswerkzeuge der Männchen sind hier die Taster der zweiten Extremität, der Pedipalpen. Zunächst können dieselben ihrer äußeren Form nach den weiblichen Tastern noch recht ähnlich gestaltet sein. Es besteht dann ein solcher Taster aus einer Anzahl gleichmäßig aneinander gereihter Glieder und nur das Endglied, jetzt als Schiffchen oder Cymbium bezeichnet, ist dazu noch zum Träger eines besonderen An-

hanges geworden (Fig. 119A). Dieser Anhang besitzt etwa die Form eines bulbusartig aufgetriebenen, birnförmigen Körpers, er läuft an seinem freien Ende in eine lange Spitze, den Eindringer oder Embolus, aus und ist im Inneren von einem gewundenen Schlauch durchzogen, der nach innen hin abgeschlossen endet, nach außen auf der Spitze des Embolus ausmündet. Die Verbindung zwischen Schiffchen und Bulbus wird vermittelt durch einen dünnwandigen, dehnbaren Schlauch, die Haematodocha. Das sind einfache Verhältnisse, wie sie etwa in den Familien der Scytotiden (Segestria) und Dysderiden

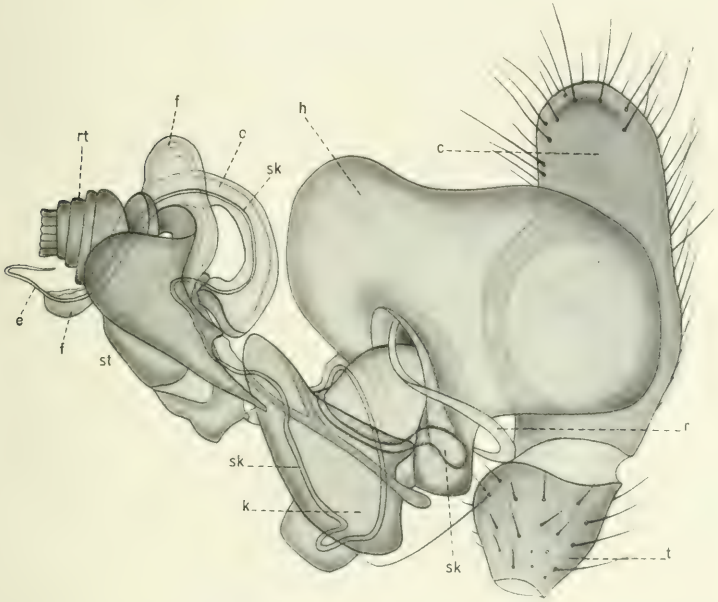


Fig. 120. Rechter Kiefertaster einer männlichen Linyphia triangularis, während seiner Entfaltung im Augenblick der Samenübertragung. (Nach Ostfelon[13].) c Cymbium, e Embolus, f Führungsstück des Embolus, h Haematodocha, k Spermakanalkapsel, r Retinulum, rt Retinaculum, sk Spermakanal, st Stema, t normales Tasterglied.

anzutreffen sind. Es können diese Teile aber dann außerordentlich an Umfang zunehmen und sie sitzen schließlich als voluminöses knopfartiges Gebilde dem dünnen Stiel des Tasters auf (Fig. 119B), der nunmehr ein von dem weiblichen Taster ganz verschiedenes Aussehen gewinnt. Die männlichen Spinnen sind so stets auf den ersten Blick von den weiblichen zu unterscheiden[12].

Den Aufbau eines solchen komplizierteren Apparates mag uns nun wiederum zunächst ein einzelnes Beispiel, der Taster von Linyphia triangularis, vorführen (Fig. 120)[13]. Das Endglied, also das Schiffchen oder Cymbium, wird zu einem

breiten Plättchen und trägt in seiner Mitte eine Öffnung, den Alveolus, an dessen Rändern sich die dünnhäutigen, aber sehr festen Wände der Haematodocha befestigen. Diese selbst ist von schlauchförmiger Gestalt, ruht im inaktiven Zustande in viele Fältchen zusammengedrückt in dem Alveolus, kann aber durch Blutdruck unter spiraliger Ausrollung zu einer mächtigen Blase aufgetrieben werden, und dient dann dazu, dem ganzen nach außen sich anschließenden Teile des Apparates die zu seiner Funktion notwendige Lage zu geben. Distalwärts inseriert die Haematodocha an einem muldenförmigen Chitingebilde, der Basalschale oder Patina. Auf diese folgt nochmals eine membranöse Auftreibung, aber eine solche von viel geringerem Umfange, die Haematodochula, und an diese schließt sich dann erst der eigentliche Übertragungsmechanismus an. Dessen wesentlichsten Bestandteil bildet der Spermakanal, der mit einer blindgeschlossenen Auftreibung beginnt und sich stetig verengend und unter mannigfachen Windungen bis zur Spitze des ganzen Apparates hinzieht. Sein innerer Abschnitt findet eine besondere Stütze in einer chitinösen Kapsel, der Spermakanalkapsel, sein peripherer Teil durchläuft den Eindringer oder Embolus, ein schmal blattartiges, sich stetig verjüngendes gekrümmtes Chitinstück, dessen peitschenförmiger Endabschnitt schließlich die Mündung des Spermakanals trägt. Der Embolus ist nur ein Teil des eigentlichen Überträgers, des Stemas, das weiterhin noch mancherlei Chitinplatten zur Stütze und zur Führung des Embolus zeigt, und sodann vor allem eine mächtige Chitinspirale entwickelt, die zur Fixierung des ganzen Apparates an der weiblichen Geschlechtsöffnung dient. Derartige Bildungen, die in sehr verschiedenartiger Form auftreten können, pflegt man als Retinacula zu bezeichnen, während andere Chitinspangen und Fortsätze zur Stütze einzelner Teile des Apparates selbst dienen und dann Retinula heißen.

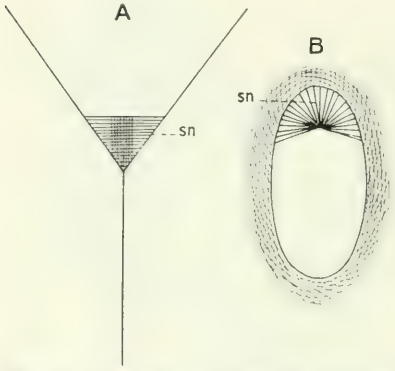


Fig. 121. Spermanetze einiger männlicher Spinnen: A von Linyphia triangularis, B von Agelena labyrinthica. (Nach Menge[1]). sn Spermanetz.

Alles dies wird in seiner komplizierten Zusammensetzung verständlich durch seine Funktion. Das Ganze ist ein Überträger von Spermaflüssigkeit, steht als solcher in keinerlei Verbindung mit der männlichen Geschlechtsöffnung, muß also zunächst in irgendeiner Form von außen her mit diesem Sperma gefüllt werden. Das geschieht auf eine höchst eigenartige Weise[1]. Es spinnt sich das Männchen ein besonderes kleines Netz von einer jeweils für die einzelnen Arten charakteristischen Form. Vom Männchen von Linyphia triangularis bei-

spielsweise (Fig. 121 A) werden zunächst drei starke, in einem Mittelpunkt zusammenstoßende Fäden horizontal ausgespannt und einer der von diesen Fäden gebildeten Winkel mit einem kleinen Gewebe sich rechtwinklig kreuzender Fäden ausgefüllt. Das Männchen von Agelena labyrinthica (Fig. 121 B) spart in seinem Netz eine kleine elliptische Öffnung aus und errichtet in einer ein besonderes Gewebe, diesmal aus strahlig zusammenlaufenden Fäden. Ist dieses Netz errichtet, so setzt das Männchen auf der Oberfläche desselben unter Andrücken seiner Geschlechtsöffnung einen Spermatropfen ab, begibt sich dann auf die Unterseite des Netzes oder greift wenigstens mit seinen Kiefertastern auf dessen Unterfläche über und saugt nun durch die Spinnfäden des Netzes hindurch den auf der Oberseite abgesetzten Tropfen der Spermaflüssigkeit in den Spermakanal ein, vermittels der einfachen Capillaritätswirkung dieser engen Röhre. Der Vorgang verläuft im wesentlichen überall unter den gleichen Erscheinungsformen. Die Errichtung eines Spermanetzes ist eine durchgängig anzutreffende Gewohnheit der Spinnenmännchen, nur selten wird die Samenflüssigkeit unmittelbar auf die Fäden der Wohnnetze direkt abgesetzt. Niemals aber hat man je ein direktes Füllen des Spermakanals von der männlichen Geschlechtsöffnung aus beobachtet. Bei den Spinnen, welche auf dem Boden leben und überhaupt keine Wohnnetze bauen, bei den Lycosiden und Drassiden, da ist der Bau des Spermanetzes die einzige Spinnbetätigung der Männchen.

Ist diese erste Phase, die Füllung des Spermakanals, beendet, so nähert sich unter mehr oder weniger ausgedehnten Vorspielen, von denen in einem späteren Kapitel die Rede sein wird, das Männchen dem Weibchen, um jetzt seinen spermagefüllten Kiefertaster mit der weiblichen Geschlechtsöffnung in Berührung zu bringen. Diese Annäherung führt zur wirklichen Paarung, in der beide Geschlechter ganz konstante, für die verschiedenen Arten jeweils charakteristische Körperhaltungen einnehmen. Die Stellungen hängen ab von dem Größenverhältnis der Geschlechter zueinander, von dem Orte, wo die Paarung stattfindet, ob auf dem Boden oder auf dem Netz, von der Form des Netzes, von der Stellung der Spinnen innerhalb des Netzes und so fort. Man hat nicht weniger als sechs verschiedene Hauptformen von Paarungsstellungen unterschieden und diese wieder in vierzehn Unterformen zerlegt[15]. Einige der wichtigeren mögen hier vorgeführt werden. Da nähern sich die Geschlechter der Lycoside Pardosa nigropalpis (Fig. 122 B) Stirn gegen Stirn, verharren so einige Zeit, bis das Männchen über das Weibchen sich hinwegschiebt, dessen Cephalothorax mit seinen Beinen umklammert und zuerst den einen, dann den anderen Taster unter leichter Seitendrehung seines Körpers mit dem weiblichen Genitalfeld in Berührung bringt. Das Männchen befindet sich also hier über dem Weibchen. In einem anderen Falle, bei Dictyna volupis (Fig. 122 A), stemmt sich das Männchen mit seiner Stirn, gleichfalls von vornher, gegen die Unterseite des Weibchens, richtet dessen Körper senkrecht empor und fügt in dieser Haltung seinen Kiefertaster dem weiblichen Hinterleib an. Oder aber die Paarung vollzieht sich in hängender Lage auf dem Netze, wie bei Theridium tepidariorum (Fig. 122 E). Mit den Hinterbeinen halten sich beide Tiere an den Netzfäden fest,

ihre herabhängenden Körper sind mit den Bauchseiten einander zugekehrt, der tastertragende Kopf des bedeutend kleineren Männchens kommt dadurch dem weiblichen Genitalfeld grade gegenüber zu liegen und die Anbringung des Kiefertasters kann so leicht vollzogen werden. Zwerghaftigkeit des Männchens führt endlich dazu, daß dieses seinen Halt völlig auf dem mächtig angeschwollenen Hinterleib des Weibchens sucht und findet. Das Männchen von Xysticus stoma-

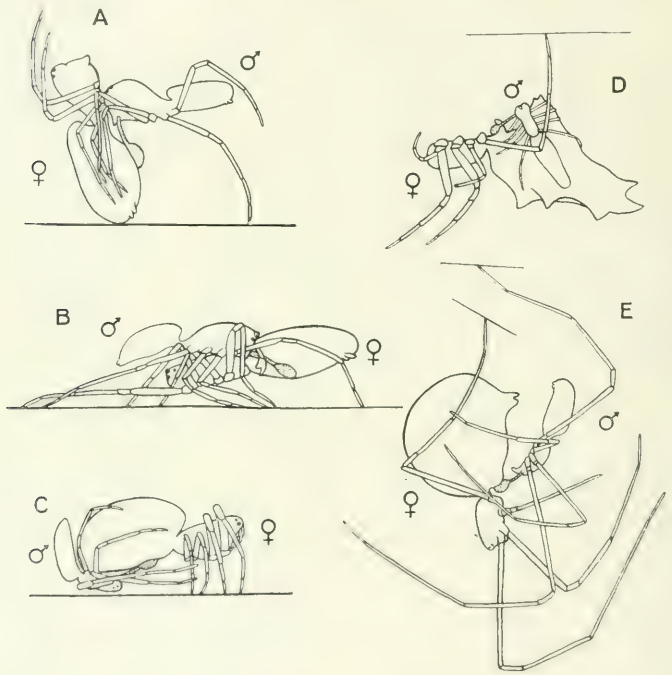


Fig. 122. Paarungsstellungen verschiedener Spinnen: A von Dictyna volupis, B von Pardosa nigropalpis, C von Xysticus stomachosus, D von Acrosoma gracile, E von Theridium tepidariorum. (Nach Montgomery[16].) Die männlichen Kiefertaster sind durch Punktierung hervorgehoben.

chosus klettert zunächst auf den Rücken des Weibchens, kriecht um dessen Hinterende herum und schmiegt sich von hinten her der Bauchseite des weiblichen Abdomens an, dasselbe zugleich mit seinen hinteren Beinpaaren fest umklammernd (Fig. 122C). Ganz ähnlich ist auch die Paarungsstellung unserer Kreuzspinne, nur daß hier beide Tiere an einem Faden aufgehängt sind[16]. In noch höherem Maße bietet ausschließlichen Stützpunkt für das Männchen das Abdomen des

Weibchens von Acrosoma gracile (Fig. 122D). Vor der Paarung hängt sich das Weibchen in wagerechter Körperhaltung mit seinen Hinterbeinen an einem Faden auf. Das viel kleinere Männchen naht von vorn, klettert über die nach oben gekehrte Unterseite des weiblichen Körpers hinweg, setzt seinen Taster an dem weiblichen Genitalfeld an und schwingt sodann in einem Ruck seinen Körper auf die Seitenfläche des weiblichen Abdomens, an dessen eigenartigen dornigen Fortsätzen es sich festklammert. Wir sehen, die Mannigfaltigkeit der Stellungen

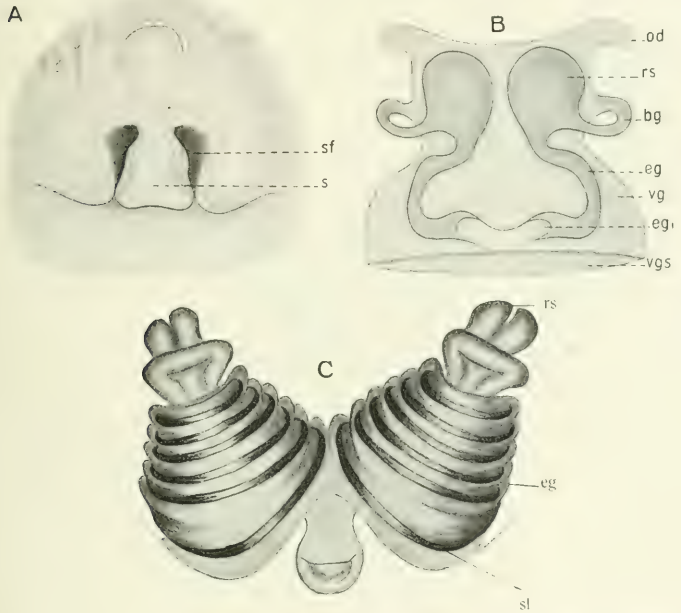


Fig. 123. Epigynalbildungen weiblicher Spinnen: A von Lycosa annulata in Flächenansicht, B im Schema des Gesamtaufbaues, C von Linyphia triangularis. (A nach JÄRVI, 1905[17], B und C nach VON ENGELHARDT[17].) bg Befruchtungsgang, eg Einführungsgang, eg_1 dessen äußere Mündung, od Eileiter, rs Samenbehälter, s medianes Septum, sf Seitenfurchen, sl Spiralleisten, vg Vagina, vgs Vaginalspalte.

ist groß, alle führen zu dem gleichen Ergebnis, daß das Männchen seinen Kiefertaster in unmittelbare Berührung mit der weiblichen Genitalregion zu bringen vermag.

Das weibliche Genitalfeld zeigt eine besondere Vorrichtung zur Aufnahme des Kiefertasters in Form der sogenannten Epigyne[17]. Letztere ist eine von den eigentlichen weiblichen Geschlechtsgängen unabhängige Bildung, die vor deren Mündung gelegen ist und durch eine starke Chitinisierung ihrer einzelnen Teile sich kennzeichnet. Äußerlich betrachtet (Fig. 123A) erscheint sie als ein bald flaches,

bald wulst- oder stachelartig erhobenes Feld, das zwei durch ein medianes Septum voneinander geschiedene Seitenfurchen trägt; innen führen besondere chitinisierte Gänge, die Einführungsgänge, in erweiterte Samenbehälter, die dann ihrerseits mit dem zu den Eileitern hinleitenden Geschlechtsgang, der Vagina, in Verbindung stehen (Fig. 123B). Das gilt zum wenigsten für die große Mehrzahl der Spinnen, nur daß im einzelnen eine überaus große Mannigfaltigkeit in der Gestaltung der Einführungsgänge sich zeigt. Sie können verhältnismäßig einfache kürzere oder längere, schmälere oder breitere, gestreckte oder gewundene Chitinröhren sein, sie können als kegel- oder glockenförmige Gebilde von mächtigem Umfang auftreten und dann im Inneren eine spiralige Ringelung aufweisen, die durch starke, an der Innenwand entlang verlaufende Spiralleisten hervorgerufen wird (Fig. 123C).

Und nun sind wir genügend unterrichtet, um die Tätigkeit des samenübertragenden Kiefertasters im einzelnen verfolgen zu können[18]. Zunächst schwillt die im Ruhezustand in viele Fältchen zusammengelegte Haematodocha zu einer mächtigen Blase an, zweifellos unter der Druckwirkung einströmender Blutflüssigkeit, der ganze Endapparat wird so aus dem Schiffchen herausgehoben und erhält unter charakteristischer Drehung die für seine weitere Betätigung geeignete Lage. In dieser fixiert er sich zunächst an der Epigyne mit Hilfe der oben genannten Retinacula. Um das an einem einzelnen Beispiel zu demonstrieren, so sehen wir bei Lycosa amentata ein erstes dieser Retinacula, das an der Spermakanalkapsel sitzt, mit einem längeren Fortsatz an der Bauchfläche eine Stütze suchen, mit einem kürzeren sich in die Epigyne einhaken, während ein zweites dem Stema aufsitzendes Retinaculum, von Gestalt eines gezähnten Plättchens, weiter hinten gleichfalls in die Epigyne eingreift (Fig. 124). Hat sich diese Verankerung vollzogen, so wird nun der Embolus in den Einführungsgang eines Samenbehälters eingesetzt und es beginnt die Austreibung der Samenflüssigkeit aus dem Spermakanal unter rhythmischen Pulsationen der Haematodocha. Den Embolus passierend gelangt das Sperma zunächst in den weiblichen Einführungsgang, von da in das Receptaculum seminis oder den Samenbehälter, aus diesem durch die besonderen Verbindungswege in Vagina und Eileiter, womit dann der Ort der Befruchtung der Eier erreicht ist. Im einzelnen finden sich da unendliche Varianten. Häufig werden beide Kiefertaster abwechselnd eingesetzt, wobei der Wechsel während einer Paarung nur einmal stattfinden, sich aber auch vielfach wiederholen kann, nur in einzelnen Fällen (Dysdera, Pholcus) können beide Taster gleichzeitig in Funktion treten. Die Paarung selbst kann unter fortgesetzten Pulsationen der Haematodocha viele Stunden währen, sie kann in einem Zeitraum von wenigen Sekunden sich vollziehen, wobei dann eine einzige Pulsation der Haematodocha zum Austreiben des Spermas genügt. Unsere Kreuzspinne zeigt beispielsweise dieses letztere Verhalten. Es scheint diese auffällige Beschleunigung der Begattung mit dem Grade der Gefährdung zusammenzuhängen, welche dem Männchen von seiten des größeren und stärkeren Weibchens droht.

Wie weit der Embolus in den Einführungsgang eindringt, ist nur in seltenen

Fällen exakt beobachtet worden. Sicherlich braucht diese Einführung nicht immer sehr tief zu gehen (Fig. 124), kann aber doch offenbar dann, wenn der Embolus sehr lang und dünn ist (Fig. 119B) und die entsprechenden Epigynalgänge sich vielfach winden, zu einer sehr innigen Vereinigung Veranlassung geben, zu einer solchen derart hohen Grades, daß eine unmittelbare Loslösung überhaupt nicht so ohne weiteres möglich ist, Teile des Tasters daher bei der Trennung der Geschlechter abreißen und in der weiblichen Epigyne stecken bleiben[19]. Das

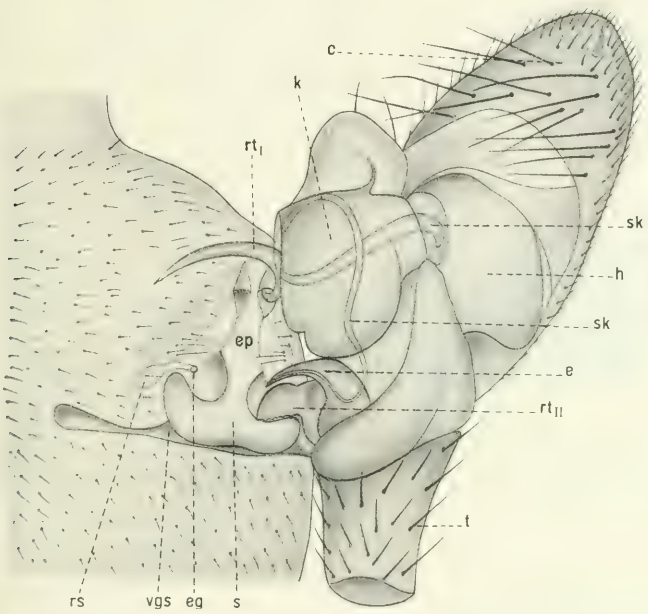


Fig. 124. Lagerungsverhältnisse von männlichem Kiefertaster und weiblicher Epigyne im Augenblicke der Samenübertragung bei Lycosa amentata. (Nach Osterloh[13].) c Cymbium, e Embolus, eg Mündung des Einführungsganges, ep Epigyne, h Haematodocha, k Spermakanalkapsel, rs Receptaculum seminis, rtI, II Retinacula, s Medianseptum der Epigyne, sk Spermakanal, t normales Tasterglied, vgs Vaginalspalte.

hat man beispielsweise bei Oxyptila nigrita beobachtet, noch häufiger bei der Gattung Latrodectus, wo der Einführungsgang in eine lange Spirale ausgewachsen ist, ein Abbrechen des eingeführten Embolus daher leicht verständlich wird.

Auch bei den Spinnen handelt es sich also im Grunde genommen immer noch um den primitiven Vorgang, daß vom Männchen frei abgesetzte Samenflüssigkeit dem weiblichen Körper appliziert wird. Ungeheuer kompliziert bildet sich nur das Vollzugsorgan heraus, es entsteht ein solches noch ein letztes

Mal bei Gliedertieren auf einer wiederum gänzlich andersartig organisierten Grundlage, bei den Libellen[20]. Die männliche Geschlechtsöffnung liegt am Hinterende des Körpers auf dem neunten Abdominalsegment, umzogen von einem Chitinring, umstellt und überdeckt von zwei plattenförmigen Klappen. Weitere Differenzierungen sind an dieser Stelle nicht vorhanden, wohl aber findet sich wiederum ein besonderer Samenüberträger an einer ganz anderen Körperstelle, nämlich an der Bauchseite des zweiten und dritten Abdominalsegmentes. Am besten gehen wir aus von konkreten Beispielen und wählen dazu zunächst die Gattung Agrion. Da liegt (Fig. 125) in einer von den Bauchplatten der genannten Segmente gebildeten Vertiefung ein langgestreckter zylindrischer Zapfen, der kopfwärts mit der Körperwand verwachsen ist, analwärts dagegen, wo sein blindgeschlossenes Ende mit einem besonderen, in seitliche zipfelförmige Fortsätze ausgezogenen Aufsatz versehen ist, frei hinausragt. Dazu tritt ein zweites wesentliches Gebilde, eine feldflaschenförmige stark chitinisierte Auftreibung, die mit ihrem hinteren bauchigen Teil fest mit der Ventralfläche des dritten Abdominalsegmentes verwachsen ist, mit ihrem verengten vorderen Abschnitt sich lose dem zweiten Abdominalsegment von unten her anlegt. In ihrem Bauchteil birgt sich ein Hohlraum, der nach vorn sich in einen feinen Kanal auszieht und im Halsabschnitt durch eine spaltförmige Öffnung nach außen mündet. Als Anhangsgebilde von sekundärer Bedeutung treten noch auf seitliche Deckplatten am Vorderrand des ganzen Apparates sowie etwas weiter hinten kleine borstenbesetzte Zäpfchen. Das sind die morphologischen Verhältnisse, wie wir sie in der Gruppe der Zygopteren antreffen, zu denen außer den Agrioniden noch die Calopterygiden gehören. Bei den Anisopteren, also in den Familien der Aeschniden und Libelluliden, zeigen die einzelnen Teile eine andersartige Gestaltung. Nehmen wir wieder ein spezielles Beispiel, jetzt Aeschna cyanea (Fig. 127B). Der vordere zylindrische Zapfen ist zu einem helmförmigen, analwärts umgebogenen Gebilde geworden, zur sog. Ligula, und dient als solche zur Stütze und Aufnahme des Anhanges des dritten Abdominalsegmentes, der hier viel komplizierter gebaut ist. Es ist hier nicht eine einfache flaschenförmige Auftreibung vorhanden, das Ganze stellt jetzt einen viergliedrigen Körper dar, der sich mit einer bulbusartigen Anschwellung von der Bauchfläche des Segmentes erhebt, zwei röhrenförmige Mittelstücke aufweist und mit einem aufgetriebenen Endstück endet. Im Inneren liegt wiederum ein Hohlraum, im Bulbusteil blind endend, nach vorn hin durch eine rinnenförmige Spaltöffnung nach außen führend.

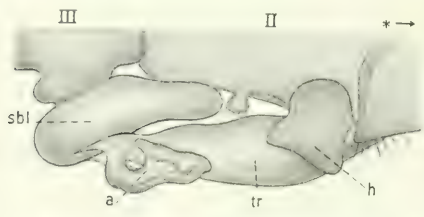


Fig. 125. Der samenübertragende Apparat des Männchens von Agrion minium, in Seitenansicht. (Nach Backhoff[20].) a Spitzenaufsatz des Samenüberträgers, h seitliche Deckplatten, sbl Samenblase, tr Samenüberträger, II, III die entsprechenden Abdominalsegmente, * Richtung kopfwärts.

Das zweite Mittelstück erscheint zudem nach hinten und ventral umgeklappt und gewährt so dem Endstück die Möglichkeit, im Ruhezustand in einer äußeren Vertiefung des Bulbus (der sog. „Penisschale" der Autoren) Halt und Aufnahme zu finden.

Das Ganze kann wieder nur verständlich werden durch die Kenntnis der Funktion seiner einzelnen Teile. Alles zusammen bildet einen samenübertragenden Apparat, liegt als solcher weitab von der männlichen Geschlechtsöffnung und muß daher in einem ersten Akt wiederum zunächst mit Samenflüssigkeit gefüllt werden. Das geschieht nun hier, ähnlich wie wir es schon bei Tausendfüßlern kennen gelernt haben, durch unmittelbare Berührung mit der männlichen Geschlechtsöffnung, indem das Männchen sein Hinterende unter bogenförmiger

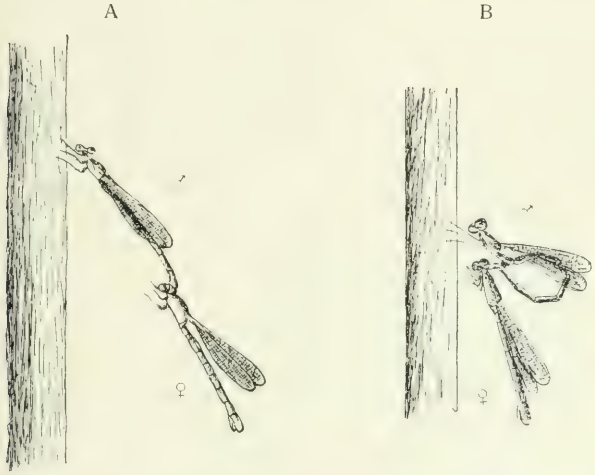


Fig. 126. Stellung eines Pärchens von Lestes dryas vor der Füllung der Samenkapsel (A) und während derselben (B). (Nach Wesenberg-Lund, Odonatenstudien[20].)

ventraler Einkrümmung des Abdomens mit der Stelle des samenübertragenden Apparates in Berührung bringt (Fig. 126B). Die Aufnahme des Spermas erfolgt dann stets durch den Anhang des dritten Abdominalsegmentes. Es hebt sich bei den Zygopteren, also bei Agrion etwa, der flaschenförmige Fortsatz vom Körper ab, seine frei vorragende Spitze wird von den Genitalklappen des männlichen Körperendes umfaßt und alsdann durch einen gewaltsamen Druck die Spermaflüssigkeit aus der Geschlechtsmündung durch die dicht anliegende Spaltöffnung des Fortsatzes hindurch in dessen inneren Hohlraum getrieben. Die bauchige Auftreibung ist also nichts anderes als eine Samenkapsel, die nach ihrer Füllung stark angeschwollen erscheint. Bei den Anisopteren geht die Füllung des viergliedrigen Anhanges genau in der gleichen Weise vor sich.

In einem zweiten Akt muß die Samenflüssigkeit aus dem Samenbehälter auf die weibliche Geschlechtsöffnung übertragen werden. Beide Geschlechter müssen jetzt in engere Beziehung zueinander treten und das geschieht bei den Libellen in der überaus charakteristischen und ganz allgemein zur Anwendung kommenden Form, daß das Männchen zunächst mit seinen Hinterleibszangen ein Weibchen an Kopf und Vorderbrust ergreift und festhält. Die Vereinigung erfolgt bei Vertretern der Anisopteren, wie etwa bei Aeschna juncea, erst nach der Füllung des Samenbehälters — diese selbst vollzieht das Männchen unmittelbar vorher in einer ganz kurzen Augenblickshandlung auf dem Kopf des Weibchens stehend im Fluge —, bei Vertretern der Zygopteren aber, also etwa bei Agrion pulchellum oder Lestes dryas, vor der Füllung, so daß dann der von den Zangen des Männchens ergriffene weibliche Körper die Bogenkrümmung des männlichen Abdomens mitmachen muß (Fig. 126). Bei der Paarung selbst, die zumeist im Sitzen ausgeführt wird, aber auch im Fluge vollzogen werden kann, wird zum aktiveren Teil das Weibchen. Beide Tiere sind in einer Linie angeordnet, das Männchen vorn, das Weibchen hinten (Fig. 126A). Weibliche Geschlechtsöffnung, gelegen am hinteren Körperende, und männliches Übertragungsorgan können bei dieser Stellung nur dadurch zusammengebracht werden, daß das am Kopf festgehaltene Weibchen seinen eigenen Hinterleib nach vorn schlägt und dessen Spitze den vorderen männlichen Abdominalsegmenten, die abwärts sich senkend der Bewegung des Weibchens entgegenstreben, von unten her anlegt. So kommt die eigenartige Paarungsstellung der Libellen zustande (Fig. 127A), bei der schließlich das Weibchen vollständig am männlichen Körper Halt und Stütze findet. Es klammert sich einmal mit seinen Beinen am Hinterleib des Männchens fest, verankert aber weiter seine Genitalanhänge in den mannigfachen Vorsprüngen und Einsenkungen, welche in der Umgebung des männlichen Samenüberträgers sich finden (Fig. 127B). Und nachdem diese Vereinigung sich vollzogen hat, kann nun endlich der Samenüberträger mit der weiblichen Geschlechtsöffnung in Beziehung treten. Bei den Anisopteren fungiert als Samenüberträger unmittelbar das viergliedrige Anhangsstück des dritten Abdominalsegmentes, das im ersten Akte mit Samenflüssigkeit gefüllt wurde, es wird vermutlich direkt in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt. Bei den Zygopteren kommt noch eine neue Komplikation hinzu. Hier ist Samenüberträger der zylindrische Zapfen des zweiten Abdominalsegmentes, er muß zunächst das Sperma aus der flaschenförmigen Samenkapsel des dritten Abdominalsegmentes aufnehmen, indem er sich von unten her der Samenkapsel auflegt (Fig. 125) und, vielleicht durch Saugwirkung, den Samen an sich zieht. Mit Samen behaftet hebt sich der Zapfen dann frei vom Körper ab, senkt sich in die weibliche Geschlechtsöffnung ein und lädt daselbst seine Last ab. Womit dann endlich alle diese komplizierten Handlungen das Endziel ihrer Betätigung erreicht haben.

Was den morphologischen Wert dieses Samenüberträgers anlangt, so ist es wohl sicher, daß er nichts mit etwaigen Abdominalextremitäten zu tun hat. Es sind Sonderbildungen, die entstanden sind in Zusammenhang mit der vom

Männchen erworbenen und geübten Gewohnheit, seinen Samen auf die Unterseite seiner vorderen Abdominalsegmente abzusetzen und ihn hier vom Weibchen aktiv aufnehmen zu lassen. Die Ausdeutung weiterer Einzelheiten kommt über rein hypothetische Vermutungen nicht hinaus.

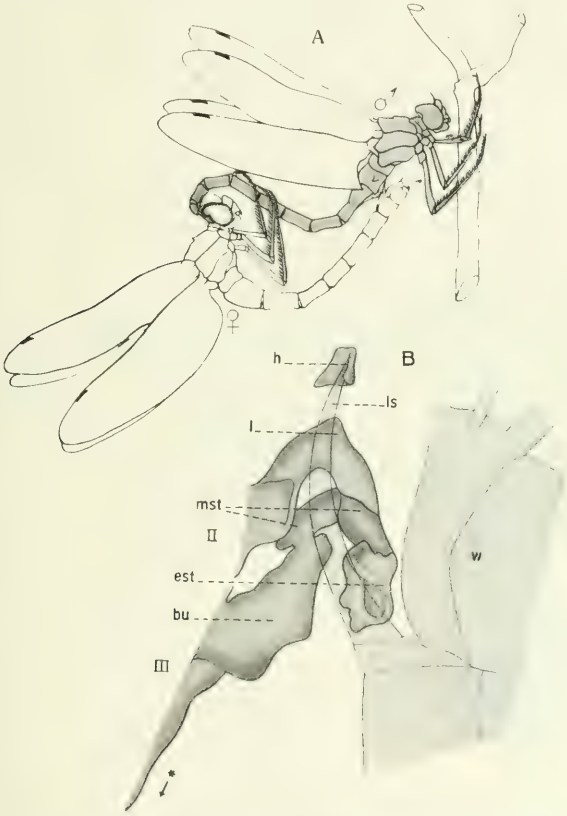


Fig. 127. Paarung von Aeschna cyanea: A Pärchen während der letzten Paarungsphase; B Lage der Kopulationsorgane während dieser Phase, in gleicher Orientierung wie in A. (Nach Hornberger[20], A unter Benutzung einer Photographie von Walker[20].) bu Bulbus des Samenüberträgers, est Endstück desselben, h Haltevorrichtung am männlichen Körper für die weiblichen Legescheiden, l helmförmige Ligula, ls Legescheide, mst Mittelstücke des Samenüberträgers, w Umrisse des weiblichen Körpers, II, III die entsprechenden männlichen Abdominalsegmente, * Richtung analwärts.

Alle Ausführungen dieses Kapitels bezogen sich bisher nur auf Gliedertiere, durch eine gewisse Einheitlichkeit ließen sie sich daher unschwer mitein-

ander verknüpfen. Wir müssen uns um gänzlich andersartige morphologische Grundlagen bemühen, wenn wir entsprechende Vorgänge in anderen Tierklassen aufsuchen, wenn wir sie finden bei den Cephalopoden oder Tintenfischen. Als Spermaüberträger treten hier in Funktion einzelne der saugnapfbesetzten Arme, die den Kopf umstellen, in der Achtzahl bei den Octopoden, in der Zehnzahl bei den Dekapoden. Dazu umgebildet und verwendet wird stets nur ein einziger Arm oder ein Paar von Armen, bei den Oktopoden das dritte Paar, von der Dorsalfläche des Kopfes an gerechnet, bei den Dekapoden das erste oder vierte Paar — hier die Fangarme nicht mitgezählt —, wobei dann selten beide Arme des betreffenden Paares zugleich, zumeist vielmehr bald nur der rechte, bald nur der linke Arm Verwendung finden[21]. Besondere morphologische Veränderungen treten an der äußeren Erscheinung des Samenüberträgers auf, so daß er sich aus dem Kranze der übrigen Arme zumeist ohne weiteres heraushebt (Fig. 128). Man pflegt ihn als Hectocotylus zu bezeichnen. Am geringsten sind seine Umbildungen bei den Dekapoden[22], sie betreffen im allgemeinen nur Lage, Form und Größe der Saugnäpfe, bald im Verlaufe des ganzen Armes — es handelt sich bei ihnen vorzugsweise um den linken Baucharm — bald nur an dessen Basis oder nur an der Spitze. Ein typisches Beispiel kann uns Sepia orbignyana abgeben (Fig. 130A). An Basis wie Spitze behalten die Saugnäpfe des in seiner Gesamtheit verkürzten Hectocotylusarmes ihre normale Lage und Form bei, dazwischen erscheinen sie an Größe wie Zahl bedeutend reduziert. Ähnlich geringfügig sind die Veränderungen bei Loligo, wo nur die Saugnäpfe der Armspitze modifiziert sind und dann allerdings noch eine besondere gefaltete Drüsenleiste hinzutritt. Der Gebrauch dieser Hectocotylusarme entspricht durchaus der uns nun schon so oft bekannt gewordenen Verwendung derartiger Samenüberträger. Die Überführung des Spermas erfolgt in Form sehr kompliziert gebauter Spermatophoren, der Vorgang selbst ist uns besonders genau bekannt von Loligo pealii (Fig. 129). Das Männchen ergreift im Schwimmen ein Weibchen von der Unterseite her und umschließt es mit seinen Armen in der vorderen

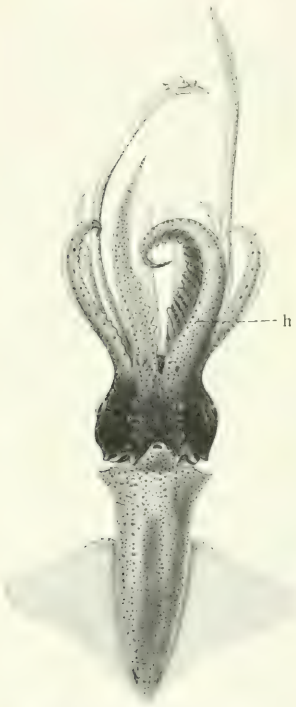


Fig. 128. Männchen von Abraliopsis morisii, mit dem zum Hectocotylus (h) umgebildeten linken Baucharm. (Nach Chun[22].)

Mantelregion. Sowie dadurch fester Halt am Körper des Weibchens gewonnen ist, fährt der linke Baucharm des Männchens, der Hectocotylus, an die eigene Trichtermündung und entnimmt derselben die Spermatophoren. Diese selbst sind nämlich inzwischen von der innerhalb des Mantelraumes gelegenen röhrenförmig verlängerten männlichen Geschlechtsöffnung in den Trichter hineingeschoben worden und dann an dessen Spitze zutage getreten. In schnellster Bewegung ergreift sie jetzt der Hectocotylusarm, führt sich in momentanem Schwung in den Mantelraum des Weibchens ein und verweilt hier wenige Sekunden, worauf sofortige Trennung der Geschlechter erfolgt. Das Ganze spielt sich in kürzestem Zeitraum ab, er genügt, um die Spermatophoren in der Umgebung der weiblichen Geschlechtsöffnung anzuheften. Die Spermatophoren selbst lassen nun unter Betätigung eines komplizierten Explosionsmechanismus ihren Spermainhalt ausfließen, die Samenmassen erfüllen Mantelhöhle und Trichter der Weibchen und vermögen so an den Eiern, mit deren Ablage das Weibchen unmittelbar nach der Paarung beginnt, die Befruchtung zu vollziehen. Grund-

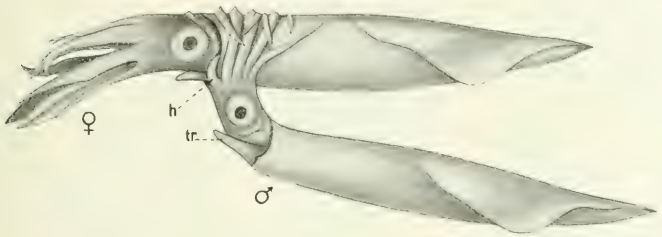


Fig. 129. Paarungsstellung von Loligo pealii, oben das Weibchen, unten das Männchen. Nach Drew[22].) h in die weibliche Mantelhöhle eingeführter Hectocotylus, tr Trichter des Männchens.

sätzlich in der gleichen Weise erfolgt die Samenübertragung bei Sepia, wo die Geschlechter sich Mund gegen Mund mit ihren Armen umschlingen und das Männchen alsdann mit Hilfe seines Hectocotylus ganze Bündel von Spermatophoren in die Mantelhöhle des Weibchens einführt.

Es kann aber nun dieser nämliche Hectocotylusarm noch in einer zweiten, ganz anderen Form sich betätigen, bei den Oktopoden, und zwar im besonderen vorerst in deren Familie der Polypodiden[23]. Zunächst zeigt der Hectocotylus als solcher stärkere Veränderungen (Fig. 130 B). Zwar die Saugnäpfe sind normal entwickelt, aber die Spitze ist frei von ihnen und zu einem kleinen spatelförmigen Löffel umgestaltet, neu dazu tritt ferner eine von einer Hautfalte begleitete Längsrinne, welche den ganzen Arm von seiner Basis bis zu dem Endspatel durchläuft. Die Rinne selbst erscheint quergestreift, ihr Beginn kann durch einen dreieckigen spitzen Zipfelfortsatz der Interbrachialmembran besonders hervorgehoben sein. Wie aus dem Paarungsvorgang erhellt, ist der Hectocotylus aus einem übertragenden Greiforgan zu einem Leitungsorgan geworden. Beide Geschlechter treten dabei (Fig. 131) gar nicht mehr in unmittelbare Körper-

berührung, in einiger Entfernung von dem hoch aufgerichteten Männchen liegt das Weibchen mit zusammengeschlagenen Armen platt am Boden. Die einzige Verbindung zwischen beiden Körpern wird hergestellt durch den Hectocotylus. Weit streckt ihn das Männchen aus, betastet und streichelt mit dessen beweglicher Spitze den Körper des Weibchens und läßt diese Spitze endlich in die Mantelhöhle des Weibchens eindringen. Und dann beginnt auf dem so ge-

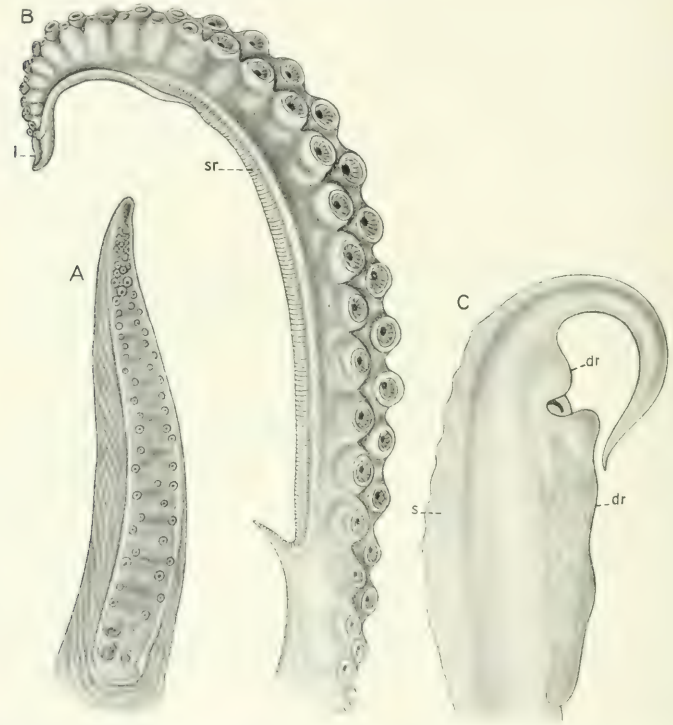


Fig. 130. Hectocotylusarme verschiedener Cephalopoden: A von Sepia orbignyana, B von Octopus defilippi, C von Pterygioteuthis giardi. (A, B nach Jatta[22], C nach Chun[22].) dr Drüsenpolster, l löffelförmiger Endspatel, s Schwimmsaum, sr Spermatophorenrinne.

schaffenen Verbindungsweg die Überleitung des Spermas. Wieder tritt zunächst aus der männlichen Geschlechtsöffnung eine Spermatophore aus. Die Öffnung selbst liegt auf einer ziemlich hohen muskulösen Papille, deren Beweglichkeit und Dehnungsfähigkeit es ermöglicht, die Spermatophore in den Trichter hineinzuschieben. Letzterer übernimmt jetzt die Weiterbeförderung, er biegt sich mit seiner frei vorragenden Spitze nach dem rechts gelegenen Hectocotylus um

und setzt die Spermatophore am Beginn der Armrinne ab. Alsdann tritt die Armmuskulatur in Tätigkeit, wellenförmig verlaufen Kontraktionsbewegungen über den Arm dahin und schieben die Spermatophore in der Rinne weiter, bis sie zu dem Endspatel hingelangt ist. Und dieser endlich drückt die Spermatophore an die weibliche Geschlechtsöffnung an, die äußere Hülle der Samenkapsel birst auseinander und ihr Sameninhalt fließt in den weiblichen Eileiter über. Spermatophoren werden in dieser Weise sowohl an der rechten wie an der linken weiblichen Geschlechtsmündung abgesetzt, der Vorgang selbst zieht sich über mehr als eine Stunde hin.

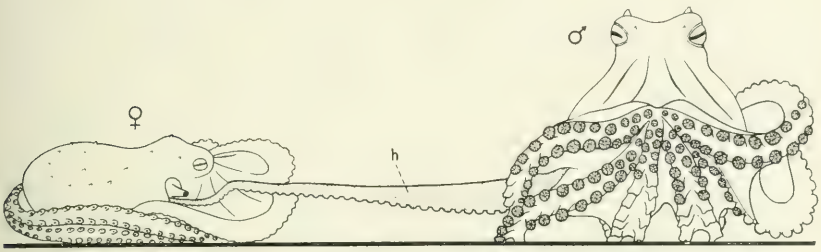


Fig. 131. Paarungsstellung von Octopus vulgaris. (Etwas modifiziert nach Racovitza[23]). Das Männchen hat sich mit der Unterfläche seiner Arme an der Glaswand des Aquariums befestigt, sein Hectocotylus (h) ist in die Mantelhöhle des Weibchens eingeführt.

Eine ganz merkwürdige Weiterbildung haben diese an sich schon sonderbar genug anmutenden Vorgänge in der zweiten Familie der Oktopoden, bei den Argonautiden erfahren[24]. Der Hectocotylus weicht hier in seiner Sondergestalt in viel stärkerem Maße von den übrigen Armen ab (Fig. 132B). Er ist außerordentlich verlängert, sitzt mit einem kurzen zylindrischen Stiel der einen Kopfseite als dritter Arm der Gesamtreihe an, trägt eine Doppelreihe ganz regelmäßig gestellter Saugnäpfe. Die Spitze des Armes läuft in eine Kapsel aus und in dieser ruht eingeschlossen eine später frei werdende lange Geißel, ein Flagellum, das entfaltet viel länger ist als der ganze übrige Arm und in sich wieder einen kürzeren elastischen Anfangsteil und ein langes dünnes Endstück unterscheiden läßt. Das allermerkwürdigste aber ist nun, daß dieser Hectocotylus weder als einfacher Überträger, noch als Leitungsweg fungiert, er löst sich vielmehr nach Aufnahme des Spermas an dem dünnen Stiel von seinem Träger los, gewinnt förmlich selbständiges Leben, kann unter schlängelnden Bewegungen sich umher bewegen, gelangt aus eigener Kraft irgendwie in die Mantelhöhle des zugehörigen Weibchens und setzt daselbst den Samen an oder in der weiblichen Geschlechtsöffnung ab. Diese sonderbare Betätigung eines losgelösten Körperteiles hat die ersten Beobachter zu mannigfachen Irrdeutungen geführt. Man hielt den Arm zuerst für einen Parasiten des weiblichen Mantelraumes, als man ihn daselbst auffand, und gab ihm den Genusnamen Hectocotylus, den er dann auch späterhin beibehielt. Der Wahrheit kam man schon näher, als man das Ganze als Spermatophore, dann als Männchen deutete, bis schließlich der wahre Sachverhalt an den

Tag kam. Und der ist im wesentlichen der gleiche bei allen Argonautiden, also bei Argonauta selbst, bei Tremoctopus und der oben als Beispiel gewählten Ocythoe, nur daß es bei Argonauta der linke, bei den übrigen der rechte dritte Arm ist, der zum Hectocotylus umgebildet wird.

Es ist der Hectocotylus dieser Familie also ein vergängliches Gebilde, das bei jeder Paarung dem männlichen Körper verloren geht und dann wieder er-

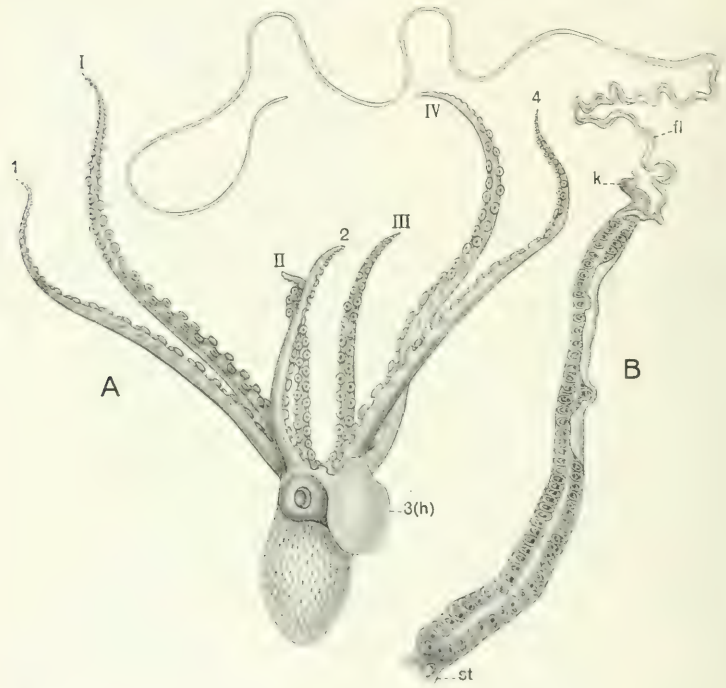


Fig. 132. Hectocotylisation von Ocythoe tuberculata: A Männchen in Seitenansicht, mit dem in Bildung begriffenen Hectocotylus (h), B freier Hectocotylus. (Nach Jatta[22].) fl Flagellum, k Kapsel der Armspitze, st Stiel des Hectocotylus. I—IV die vier Arme der linken Kopfseite, 1—4 die Arme der rechten Kopfseite.

neuert werden muß. Daraus erklärt sich seine von den übrigen Armen gänzlich verschiedene Entwicklungsform. Er entsteht nicht als frei vorwachsender Zapfen, er legt sich vielmehr als zusammengefaltetes Knäuel unter dem Körperintegument an, bei Tremoctopus unter einem kleinen Höcker der Kopfhaut, bei den übrigen eingeschlossen in einen besonderen häutigen Sack der einen Kopfseite (Fig. 132A). Erst nach voller Ausgestaltung seiner Form wird der Hecto-

cotylus unter lebhaften Eigenbewegungen aus dem ihn umhüllenden Sack frei. Seine Neubildung muß sich für jede neue Paarungsperiode in der gleichen Weise wiederholen.

Über die Betätigung des freien Hectocotylusarmes wissen wir nur wenig. Sicher ist, daß er außerordentlich leicht vom männlichen Körper sich ablöst, daß er lange Zeit lebensfähig bleibt, daß er in der Mantelhöhle des Weibchens als selbständiges Gebilde anzutreffen ist und daß er hier die Befruchtung vollzieht. Bei Tremoctopus hat man feststellen können, wie er seinen fadenförmigen Anhang in die Eileitermündung eingesenkt hatte und sehr fest darin verankert war. Zuweilen gelangten in einem Weibchen (von Argonauta wie Tremoctopus) zwei und noch mehr Hectocotylen zur Beobachtung. Aber wir wissen nicht, wie weit der Weg ist, den ein freier Hectocotylus zurücklegen kann; wahrscheinlich sind beide Geschlechter bei der Paarung so sehr genähert, daß der Weg zur Mantelhöhle des Weibchens für ihn nur kurz ist, daß vielleicht das Männchen ihn sogar direkt daselbst absetzt. Diese Unkenntnis ist darauf zurückzuführen, daß die den Weibchen an Größe sehr bedeutend nachstehenden Männchen (vergl. Kapitel 22, Fig. 660) viel seltener zu sein scheinen, daß ferner die pelagische Lebensform dieser Tintenfische eine zusammenhängende Beobachtung des ganzen Paarungsvorganges fast unmöglich macht.

In unzulänglicher Kenntnis der Funktion stehen wir übrigens vorläufig auch vielen anderen Hectocotylusformen gegenüber. Wir kennen von ihnen nur ihr Äußeres und das ist mannigfach genug. Bei der oben schon als Beispiel herangezogenen Abraliopsis morisii ist der Hectocotylus durch einen mächtig entwickelten, orangerotgefärbten Hautsaum ausgezeichnet (Fig. 128), es kann dieser Arm aber schließlich noch viel mehr von Grund aus umgestaltet erscheinen. Um ein besonders auffälliges Beispiel anzuführen, er sitzt bei Pterygioteuthis (Fig. 130C) mit breiter Basis der linken Kopfseite auf und endet mit schmaler hakenförmig gekrümmter Spitze, es fehlen ihm völlig die Saugnäpfe, an ihrer Stelle ist ein mächtiger Schwimmsaum aufgetreten, dem umfangreiche Drüsenpolster gegenüber liegen. Drüsenleisten und Drüsenfelder sind auch an den Hectocotylen anderer Cephalopoden zu finden, wie etwa von Rossia oder Loligo, ihr Sekret mag bei der Befestigung der Spermatophoren am weiblichen Körper eine Rolle spielen. Den Hectocotylen von Spirula[25] fehlen alle Saugnäpfe, es scheint ein Hectocotylus bei Opisthoteuthis depressa[26] überhaupt nicht zur Ausbildung zu kommen. Auch Spermatophoren werden von diesem Tintenfisch nicht gebildet, das Sperma wird nur lose durch Sekretmassen zu Klumpen zusammengepackt und wahrscheinlich mit Hilfe des ein- und ausstülpbaren Trichters unmittelbar übertragen. Und nicht weniger abweichend verhält sich eine Gruppe von Cephalopoden, von der bisher überhaupt noch nicht die Rede war, die Gruppe der Tetrabranchiaten mit dem einzigen lebenden Vertreter Nautilus[27]. An Stelle der Arme umgeben hier den Kopf zahlreiche Tentakel, die ringförmigen Hautfalten, sog. Tentakelscheiden aufsitzen. Zwei Systeme derselben sind zu unterscheiden, ein äußeres System von Kopftentakeln, eingepflanzt den Kopftentakelscheiden, und ein inneres System von Lippententakeln, eingefügt den Lippen-

tentakelscheiden (Fig. 133). Die äußeren Tentakelsysteme verhalten sich in beiden Geschlechtern gleich, die inneren sind in ihrem Aufbau bei beiden verschieden, letzteres vor allem dadurch, daß sich beim Männchen aus dem oberen Bezirk des Lippententakelkranzes beiderseits je vier Tentakel zu besonderen Gruppen zusammengeschlossen haben (Fig. 133). Rechterseits (Fig. 134A) sind dieselben in ihrer Gestalt gegenüber den übrigen Tentakeln nur wenig verändert, sie bestehen wie stets aus einem dicken fleischigen Basalteil und einem fein geringelten, in jenen Basalteil zurückziehbaren Cirrus; ein kleines Drüsenfeld auf der Außenseite ist die bemerkenswerteste Besonderheit. Sehr viel stärker modifiziert ist die linksseitige Gruppe (Fig. 134B). Sie bildet ein dickes fleischiges

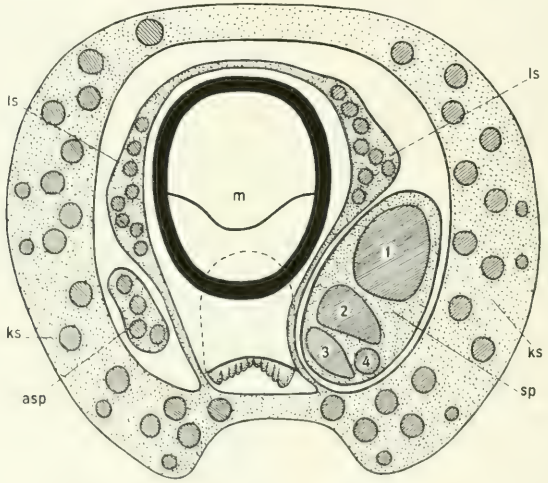


Fig. 133. Diagramm zur Veranschaulichung der Anordnung der Tentakel beim männlichen Nautilus. (Nach Griffin[27].) asp Antispadix, ks Kopftentakelscheide, ls Lippententakelscheide, m Mundmasse, sp Spadix.

Organ, von dessen vier Tentakeln drei an Umfang bedeutend zugenommen haben und an ihrer Spitze umfangreiche Drüsenfelder tragen, in ihren basalen Scheiden verschmolzen sind und mit diesen als einheitlicher Hülle das Ganze umschließen, vor allem auch den kaum veränderten vierten Tentakel. An der Außenseite liegt wiederum ein, nunmehr sehr mächtig entwickeltes Drüsenfeld. Das ganze linksseitige Organ pflegt man als Spadix, das weniger stark veränderte der Gegenseite als Antispadix zu bezeichnen. In selteneren Fällen können übrigens Spadix und Antispadix in ihrer Lage die Körperseiten vertauschen.

Es ist so gut wie sicher, daß der Spadix in irgendeiner Weise mit der Übertragung der Spermatophoren in Zusammenhang zu bringen ist. Er bildet

sich erst aus mit der nahenden Geschlechtsreife und muß wohl als erektiles Gebilde angesehen werden. Seine Betätigung im einzelnen ist freilich gänzlich unaufgeklärt. Man hat wohl Spermatophoren an der männlichen Genitalpapille sowie zwischen den Lippententakeln gefunden, nie aber im Bereich des Spadix selbst, so daß man versucht worden ist, eher die Lippententakel als Samenüberträger zu deuten und dem Spadix die mehr nebensächliche Rolle zuzuschieben, die weiblichen Tentakel bei der Paarung zur Raumgewinnung beiseite zu drängen. Doch das alles sind nur Vermutungen, positive Beobachtungen liegen darüber nicht vor.

Einiges muß endlich noch im besonderen gesagt werden über den Ort, an dem die Spermatophoren abgesetzt werden. Bei den dekapoden Cephalopoden erfolgt ihre Anheftung stets an der äußeren Körperfläche des weiblichen Rumpfes, an der Wandung des Mantelraumes oder an der Buccalmembran. Hier wird unter explosionsartiger Entladung der Spermatophoren das Sperma frei, die Befruchtung der austretenden Eier ist stets eine äußere, bald in der Mantelhöhle, bald zwischen den Armen sich vollziehend. Nicht allzuselten ist aber nun eine Stelle der weiblichen Körperoberfläche in besonderer Weise zur Aufnahme der Spermatophoren vorbereitet, es bildet sich gewissermaßen ein besonderes Kopulationsfeld aus.

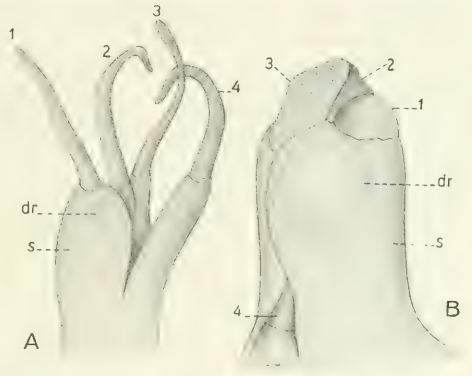


Fig. 134. Antispadix (A) und Spadix (B) von Nautilus pompilius. (Nach Griffin[27].) dr Drüsenfeld, s Tentakelscheiden, 1—4 die vier Tentakel.

Deutlich ausgeprägt ist ein solches beispielsweise bei Rossia macrosoma[28], wo die Haut in der Umgebung der weiblichen Geschlechtsöffnung in zahlreiche Falten gelegt ist, unter welche die Spermatophoren eingeschoben werden. Das führt zur Ausbildung förmlicher äußerer Samenbehälter. Es kann bei Loligo ein Absetzen der Spermatophoren einfach an der Wand der Mantelhöhle stattfinden, dies aber nur bei solchen Weibchen, die unmittelbar vor der Eiablage stehen. So geschah es bei dem oben von Loligo pealii geschilderten Paarungsvorgang. Es kann aber bei diesem gleichen Tintenfisch die Paarung sich auch noch in einer anderen Form abspielen, nämlich dann, wenn daran Weibchen beteiligt sind, die noch nicht zur Eiablage reif sind[24]. Dann ergreift das Männchen sein Weibchen von vorn, die Arme beider Tiere verschlingen sich in der Stellung Mund gegen Mund, der Hectocotylus des Männchens führt die gleichen Bewegungen aus wie bei dem zuerst geschilderten Paarungsmodus, aber die Festheftung der Spermatophoren erfolgt nun nicht in der Umgebung der weiblichen Ge-

schlechtsöffnung innerhalb des Mantelraumes, sondern in einer besonderen Vertiefung, welche sich an der Innenseite der Buccalmembran des Weibchens gerade gegenüber den beiden Baucharmen befindet. Und nach der Explosion der Spermatophoren fließt dann der Samen in einen Samenbehälter, der nahe der genannten Vertiefung direkt in das Gewebe der Buccalmembran eingebettet liegt. Hier wird der Samen wochenlang aufbewahrt, bis er zur Zeit der Eiablage mit den austretenden Eiern vermengt die Befruchtung vollzieht. Ganz ähnliche Verhältnisse weist Sepia auf und ebenso scheint auch Nautilus im weiblichen Geschlecht ein besonderes, von zahlreichen querverlaufenden Drüsenlamellen durchzogenes Kopulationsfeld zu besitzen, an dem die Spermatophoren angeheftet werden[30]. Und nur bei den Oktopoden werden die Spermatophoren in so unmittelbaren Kontakt mit der weiblichen Geschlechtsöffnung gebracht, daß der Samen direkt in den weiblichen Geschlechtsgang eindringt, die Befruchtung der Eier somit im Inneren des weiblichen Körpers erfolgt.

Der ganze Vorgang der Spermaübertragung bei den Cephalopoden bringt es mit sich, daß der Hectocotylus des Männchens zum mindesten in der Regel in die weibliche Mantelhöhle eindringen muß. Diese Mantelhöhle ist zugleich Kiemenhöhle, es liegen in ihr also die gegen Berührung überaus empfindlichen Atmungsorgane. In der Tat, so hat man es vor allem bei Octopus beobachtet, reagiert das Weibchen auf die Einführung des Hectocotylus zunächst mit heftigen zuckenden Bewegungen, bleibt aber dann ganz passiv, so daß sein Atmen zweifellos nicht weiter behindert oder belästigt wird. Andere, namentlich frühere Beobachter ließen in der Voraussetzung eben dieser Atemnot die Paarung bei den Cephalopoden unter heftigen Kämpfen beider Geschlechter verlaufen, doch ist es sicher, daß dabei mehrfach Kampfvorgänge beobachtet wurden, die mit einer Paarung gar nichts zu tun hatten. Nur bei Sepiola zeigt das Weibchen während der etwa zehn Minuten dauernden Paarung wirklich überaus lebhafte Bewegungen, doch ist es auch hier zweifelhaft, ob es sich dabei tatsächlich um Anstrengungen handelt, der engen Umklammerung des Männchens sich zu entziehen[31].

Gonopodien sind zunächst reine Greiforgane, die in wahrhaft handgreiflicher Form ihre Funktion als Samenüberträger wahrnehmen, sie werden zum wenigsten in einem Teile ihres Bereiches zu Leitungsrinnen für den Samen bei manchen Tausendfüßlern und bei den Octopoden. Schließlich werden sie das ganz und nehmen dann völlig andere Verwendungsformen an. So bei höheren Krebstieren, zunächst den zehnfüßigen Malakostraken, bei den Flußkrebsen, Hummern, den Taschenkrebsen. Ganz allgemein finden sich hier die paarigen männlichen Geschlechtsöffnungen auf dem fünften Thorakalsegment, als Samenüberträger fungieren die Extremitäten des ersten und zweiten Abdominalsegsegmentes. Wir halten uns am besten zunächst an ein spezielles Beispiel, an den nordamerikanischen Flußkrebs, Cambarus affinis[32]. Die männlichen Geschlechtsöffnungen liegen erhaben auf kegelförmigen Papillen. Das erste Abdominalbein ist sehr stark umgestaltet, es stellt einen ungegliederten starren Stab dar, der in seiner äußeren Hälfte von einer sich windenden Längsrinne durchzogen wird und an seinem Ende in zwei spitzige Fortsätze ausläuft (Fig. 135 u. 136).

Das zweite Abdominalbein ist weniger stark verändert, es weist noch alle typischen Bestandteile der zweiästigen Krebsextremität in Protopoditen, Exo- und Endopoditen auf (Fig. 136). Der Exopodit bildet ein fühlerartiges Anhängsel, der Endopodit ist wiederum ein starrer, stark verkalkter Stab geworden, trägt an seiner Spitze eine mit Fiederborsten besetzte Geißel sowie seitlich einen eigenartigen dreieckig gestalteten Anhang, dessen kalkige, gelenkig miteinander verbundenen Ränder zwischen sich eine membranöse Haut einschließen. Verständlich werden alle diese Teile in ihrer Sondererscheinung aus der Funktion. Das lebhaftere Krebsmännchen ergreift eines der trägen Weibchen, dreht es in Rückenlage und hält es fest, in stehender Haltung über ihm verharrend, so daß die Bauchseiten beider Tiere einander zugekehrt sind (Fig. 137). Ihr Zusammenhalt wird dadurch erhöht, daß besondere hakenartige Fortsätze am dritten Beinpaar des Männchens in entsprechend gelegene Gruben des weiblichen Körpers eingreifen, daß ferner der Schwanzfächer des Männchens sich von außen her fest um das Abdomen des Weibchens legt. Sowie das alles geschehen ist, hebt das Männchen seinen Körper frei ab und nun können zunächst die beiden umgebildeten vorderen Abdominalextremitäten, die in der Ruhe nach vorn eingeschlagen in einer medianen Vertiefung der unteren Thoraxseite getragen werden, sich aufrichten und vom Körper abstellen. Beide schließen zugleich fest zusammen, dadurch, daß das zweite Abdominalbein sich von hinten her an das erste anlegt, im besonderen sich mit seinem dreieckigen Anhang in die Längsrinne des ersten einfügt. Das Ganze bildet jetzt eine wirkliche starre Einheit, wird als solche in der vom Körper abgehobenen Stellung erhalten durch quere Vorlagerung des fünften Thorakalbeines, das als förmlicher Querbalken ein Einklappen nach vorn sicher verhütet (Fig. 136, 137). Ist das alles fixiert, so legt sich die durch Blutdruck stark vorgewölbte

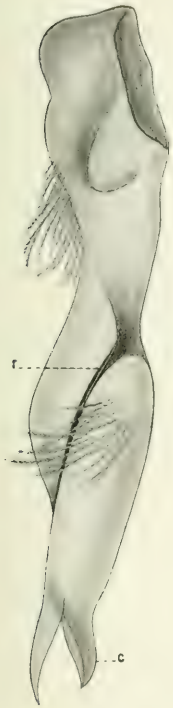


Fig. 135. Das erste Abdominalbein von Cambarus affinis. (Nach Andrews, 1911 [32].) c Canula, r Längsrinne.

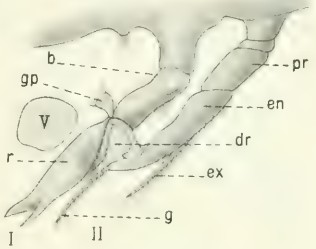


Fig. 136. Der gesamte spermaüberleitende Apparat von Cambarus affinis. (Nach Andrews, 1911 [32].) b Basalteil des 1. Abdominalbeines, dr dreieckiger Anhang, en Endopodit, ex Exopodit, g Geißelanhang, gp Genitalpapille, pr Protopodit, r rinnentragender Teil des 1. Abdominalbeines. I, II die beiden vorderen Abdominalbeine, V fünftes Thorakalbein, als vorgelagerter Riegel quer durchschnitten.

Genitalpapille unmittelbar an den Eingang der Rinne des ersten Abdominalbeines an, ergießt den Samen darein und bringt ihn so auf den Gleitweg, der zum weiblichen Körper hinüberführt. Es fließt der Samen im Grunde der Rinne weiter, in seiner fließenden Bewegung vielleicht gefördert durch kolbenartige Bewegungen des dreieckigen Anhanges, tritt am Ende der Rinne auf das eine der beiden spitzigen Endstücke, auf die sog. Canula, über und gleitet von da auf den weiblichen Körper. Wir sehen einen geschlossenen Leitungsweg vor uns, der unmittelbar von der männlichen Geschlechtsöffnung bis auf den weiblichen Körper reicht und in kontinuierlichem Zusammenhange wirksam tätig ist.

Ganz ähnlich verhalten sich zahlreiche andere dekapode Krebse[33]. Zwar können manchen Familien, wie den Flußkrebsen der südlichen Kontinente, den Parastaciden, oder wie den Einsiedlerkrebsen derartige Übertragungsorgane gänzlich fehlen, doch sind das immerhin Ausnahmen. Cambarus zeigt einen sehr

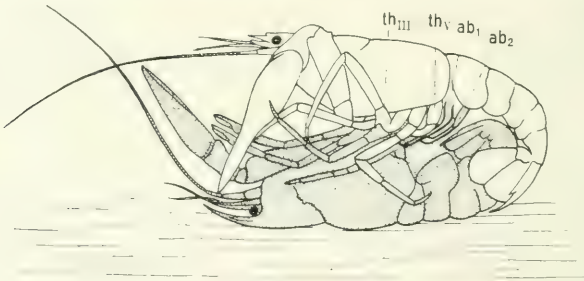


Fig. 137. Paarungsstellung von Cambarus affinis. (Nach Andrews, 1904[32].) $ab_{1, 2}$ die beiden vorderen Abdominalbeine, th III, V drittes und fünftes Thorakalbein.

hohen Ausbildungsgrad dieser Organe, beim Hummer bilden sie einfache flache Stäbchen und auch bei Palaemon und Alpheus sind die Umformungen weniger stark. Eine mittlere Entwicklungsstufe bietet etwa unser Flußkrebs, Astacus fluviatilis. Das erste Abdominalbein stellt da wiederum ein starres gerades Rohr dar, dessen breite Rinne sich mit übereinander gelegten Rändern distalwärts zum Rohre schließt, um dann freilich ganz am Ende wieder zum Spalt sich zu öffnen; das zweite Bein zeigt neben dem stark reduzierten Endopoditen einen griffelförmig gestalteten Exopoditen, der genau in die Rinne des ersten Beines paßt. Auch hier wirft bei der Paarung das Männchen sein Weibchen auf den Rücken, auch hier dient die Rinne des ersten Abdominalbeines als Leitungsweg für die Samenflüssigkeit, deren Vorwärtsbewegung die nachschiebende Tätigkeit des zweiten Abdominalbeines unterstützt. Überall ist dann im einzelnen, wie stets an solchen Organen, eine überreiche Ausgestaltung der Details anzutreffen, alle Arten weisen da ihre scharf ausgeprägten Besonderheiten auf. In der Gattung Cambarus beispielsweise erscheinen die Endspitzen des ersten Abdominalbeines

bald ganz kurz und platt, bald sehr lang, fast legebohrerartig, wie bei Cambarus virilis. Endlich sei noch bemerkt, daß jeweils bei einer Paarung stets nur das Übertragungsorgan einer Seite in Tätigkeit tritt.

Der Ort, der am weiblichen Körper zum Absetzen des Spermas ausersehen wird, ist nun keineswegs zunächst die weibliche Geschlechtsöffnung[34]. Primitive Vorgänge wirken nach bis zu den kompliziertesten Zuständen hin. Wir sehen bei Galathea strigosa, wie da das Männchen unter Verschmähung jeglichen besonderen Übertragungsapparates einfach die fünften Thorakalbeine dazu benutzt, Spermatophoren an der Bauchseite des Weibchens anzukleben. Ganz ähnlich verfahren die männlichen Einsiedlerkrebse, sie heften die in Spermatophoren eingeschlossenen Samenmassen nicht einmal am weiblichen Körper selbst, sondern an der Innenwand der dem betreffenden Weibchen grade als Wohngehäuse dienenden Schneckenschale an. Dann tritt wenigstens der oben beschriebene Übertragungsapparat in Tätigkeit, aber der Ort, dem der Samen appliziert wird, ist noch ganz allgemein einfach die Bauchseite des weiblichen Körpers, kaum lokalisiert bei Palaemon serratus, wo der ganze Vorgang sich im Schwimmen und unter ähnlichen Begleiterscheinungen abspielt, wie wir es oben (S. 120) von Gammariden kennen gelernt haben, etwas präzisierter beim Flußkrebs. Hier ist es der zwischen den Ansatzstellen der fünften Thorakalbeine gelegene Raum, also ein von der Mündungsstelle der Eileiter an der Basis der dritten Thorakalbeine etwas entfernter Raum, an welchem die mit klebrigen Sekreten gemischten Samenmassen abgesetzt werden, worauf eben diese Samenhäufchen von nachfolgenden Absonderungen mit einer sehr bald verhärtenden schützenden Hülle überzogen werden und dann als kreidig aussehende Flecken sich darstellen. Die zu einem späteren Zeitpunkt erfolgende Befruchtung der Eier ist eine rein äußere. Es bildet das Weibchen vor der Eiablage mit Hilfe seines gegen den Thorax eingeschlagenen Abdomens einen abgeschlossenen Raum, den es mit einem aus seinen Geschlechtsöffnungen austretenden wasserklaren Schleim erfüllt. Dieser im Wasser nicht lösliche Schleim hat die Fähigkeit, die Kittmassen der Samenhäufchen zu lösen; die Spermatozoen werden frei, verteilen sich in der Schleimmasse, ihr ein milchig trübes Aussehen verleihend, und wenn dann die Eier in eben diese Masse eintreten, so erfolgt nun die Befruchtung.

Es kann sich, entsprechend dem spezialisierteren männlichen Samenüberträger, auch die Übertragungsstelle am weiblichen Körper höher differenzieren[35]. Bei Cambarus affinis liegt da auf der Ventralseite zwischen den Ansatzstellen der vierten Thorakalbeine eine grubenförmige Einsenkung, der sog. Annulus ventralis (Fig. 138), in dessen Grunde eine besondere Öffnung in einen röhrenförmig gestalteten Samenbehälter hineinführt. In diesen Annulus wird bei der Paarung die eine Spitze des Samenüberträgers, die Canula, direkt eingeführt und von der Canula fließt der Samen dann in die Grube des Annulus und von da in den Samenbehälter. Auch hier folgt dem Samenerguß eine reine Sekretabscheidung nach, durch welche der Eingang des Annulus mit einem erhärteten Pfropf abgeschlossen wird. Die Vorgänge der Eiablage sind im wesentlichen die gleichen, wie sie schon von Astacus geschildert wurden, auch hier ist die Be-

fruchtung der Eier eine äußerliche unter Vermittelung einer besonderen Schleimmasse als wegsamem Medium. Ganz vereinzelt stehen übrigens diese Bildungen bei Cambarus nicht da. Vom amerikanischen Hummer, Homarus americanus, sind ähnliche Samenbehälter bekannt. Es liegt da auf der Ventralseite des Weibchens zwischen den Ansatzstellen der letzten Thorakalbeine ein hellblaues Schild mit tiefer Grube, in deren Grund sich eine häutige Tasche öffnet, die wiederum den Samen aufzunehmen hat. Und eine ähnliche Bedeutung kommt wohl dem von Penaeiden als Thelycum beschriebenen platten- oder taschenförmigen Gebilde zu, das bei Weibchen in der Mitte der Bauchseite zwischen viertem und fünftem Thorakalbein liegt.

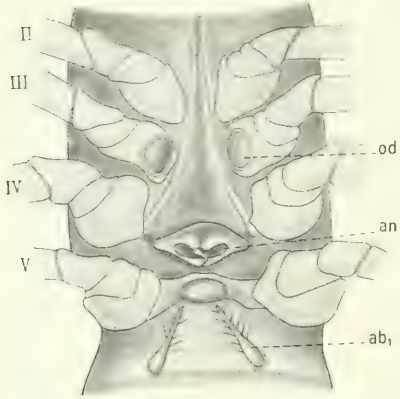


Fig. 138. Thorax eines weiblichen Cambarus affinis von der Ventralseite. (Nach Andrews, 1904/06[35].) ab_1 erstes Abdominalbein, an Annulus ventralis, od Eileitermündung. II—V zweites bis fünftes Thorakalbein.

Der ganze komplizierte Apparat des Samenüberträgers hat überall hier also im Grunde genommen auch nichts weiter zu vollziehen als den Samen dem weiblichen Körper zu applizieren. Es kann der gleiche Apparat aber nun auch einer sehr viel vollendeteren Form der Samenübertragung dienen, er kann als kontinuier-

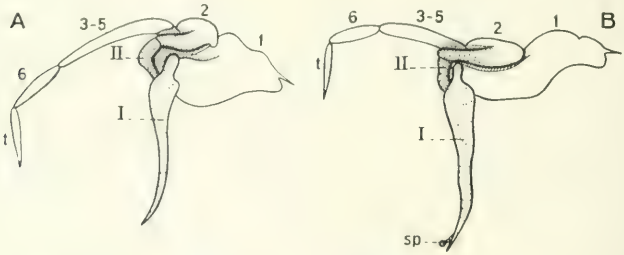


Fig. 139. Männlicher Apparat der Samenübertragung von Cancer pagurus, in zwei aufeinanderfolgenden Phasen seiner Betätigung. In A ist das zweite Abdominalbein zurückgezogen aus der Röhre des ersten Beines, in B ist es ganz durchgestoßen. (Nach Williamson[36].) 1—6 die sechs Abdominalsegmente in seitlicher Ansicht ihrer Längsschnitte, I, II die beiden ersten Abdominalbeine in Seitenansicht, sp knopfförmige Spitze des zweiten Abdominalbeines, t Telson.

liches Leitungsrohr den Samen unmittelbar aus der männlichen Geschlechtsöffnung in die weibliche überleiten. Das ist verwirklicht bei den brachyuren

Dekapoden, bei den Taschenkrebsen[36]. Morphologisch setzt sich der Überträger aus den gleichen Elementen wie bisher zusammen. Die Seitenränder des stabförmigen ersten Abdominalbeines haben sich wiederum zu einer an ihrem Ende spitz auslaufenden Röhre zusammengerollt; das zweite Abdominalbein bleibt mehrfach gegliedert und trägt an seinem Ende eine knopfförmige ovale Platte (Fig. 139). Die Paarung selbst erfolgt gleichfalls Bauch gegen Bauch, wobei das oben stehende Männchen sein fest ergriffenes Weibchen mit sich herumträgt, oft tagelang. Im Augenblick der Spermaübertragung werden die Übertragungsorgane mit ihrer Spitze unmittelbar in die Eileitermündungen eingesenkt, gleichzeitig auf beiden Seiten, und das Sperma selbst wird nun ganz unmittelbar von Genitalöffnung zu Genitalöffnung hingeleitet. Es setzt die stark dehnungsfähige männliche Geschlechtspapille zunächst die spermatophorenähnlichen Samenmassen am Eingang der Röhre des ersten Abdominalbeines ab, es befördert die pumpenartige Auf- und Abwärtsbewegung des in dem gleichen Rohre steckenden zweiten Abdominalbeines dann diese Spermamassen weiter und stößt sie schließlich an der Spitze aus und zugleich in die erweiterten weiblichen Geschlechtsgänge hinein, die hier jetzt als Samenbehälter dienen und nach der Paarung in der gleichen Weise, wie wir es oben von dem Annulus des Cambarus erfuhren, durch einen Sekretpfropf verschlossen werden. Durch Körperanhänge ist so eine kontinuierliche Bahn geschaffen, über welche der Samen von der männlichen Geschlechtsöffnung in ununterbrochenem Zuge in die weibliche übergeführt wird.

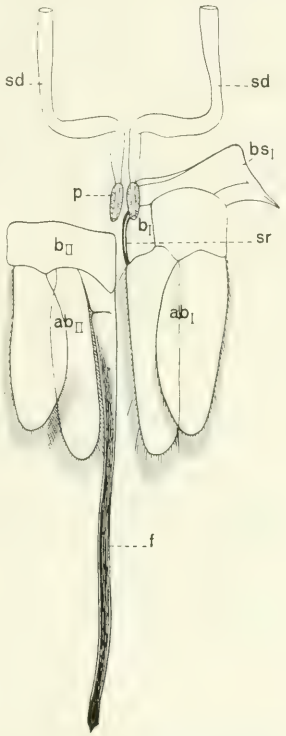


Fig. 140. Samenübertragender Apparat eines Idotheiden (Glyptonotus sabini). (Nach Weber[37].) ab I erstes Abdominalbein der linken Seite, ab II zweites Abdominalbein der rechten Seite, b I, II Basalplatten der beiden ersten Abdominalbeine, bs I erstes Abdominalsegment, f rinnenförmiger Überträger, p Genitalpapille, sd Samenleiter, sr Samenrinne.

Das ist verwirklicht noch ein zweites Mal bei Krebstieren, bei den Isopoden oder Asseln, unter Zuhilfenahme ganz der gleichen Körperanhänge[37]. Am letzten Thorakalsegment liegen die Geschlechtsöffnungen des Männchens auf bald kürzeren, bald längeren Chitinröhrchen (Fig. 140). Sie übertragen das Sperma zunächst auf eine Rinne, die sich an der Innenseite der Basalplatte des ersten Abdominalbeines hinzieht, und von dieser Rinne wird der Samen dann aufgenommen und weitergeleitet durch

einen gleichfalls rinnenartig ausgehöhlten, sehr stark verlängerten Fortsatz der Basalplatte des zweiten Abdominalbeines (Fig. 140). Es fehlen diese Fortsätze bei den Weibchen vollständig, sie dienen den Männchen zweifellos als die eigentlichen Samenüberträger, indem sie direkt in die weiblichen Geschlechtsöffnungen eingeführt werden. Es haben sich derartige Übertragungsvorrichtungen bei der großen Mehrzahl der asselartigen Krebse ziemlich gleichmäßig herausgebildet, wenn auch mancherlei Abweichungen im einzelnen wohl festzustellen sind. So wird bei der Wasserassel, Asellus aquaticus, die Anfangsrinne von den zusammengelegten fächerartigen ersten Abdominalbeinen gebildet, wird die endgültige Übertragung übernommen von den Endopoditen der zweiten Abdominalanhänge und nicht von einem besonderen verlängerten Fortsatz.

Aber wohl am vollendetsten durchgeführt ist die Ausbildung eines akzessorischen Samenüberträgers bei der letzten Tiergruppe, die uns in diesem Kapitel zu beschäftigen hat, bei der Knochenfischfamilie der tropischen Cyprinodontiden. Hier ist es die unmittelbar hinter der männlichen Genitalpapille gelegene Afterflosse, die im Dienste dieser besonderen Funktion zu einem Gonopodium umgestaltet ist[38]. Sie erscheint bedeutend verlängert (Fig. 141) und diese Verlängerung ist zurückzuführen auf eine verstärkte Ausbildung einzelner Flossenstrahlen, vor allem des dritten bis fünften Strahles (Fig. 142). Sie trägt ferner auf beiden Seitenflächen je eine Rinne, die Samenrinnen, begrenzt von den aufgebogenen Rändern des dritten Flossenstrahles. Sie zeigt endlich an ihrem freien Ende eigenartige Sonderbildungen, eine löffelartige Verbreiterung der Flossenhaut bei den Poecilia-Arten (Fig. 142A), hakenartige Fortsätze bei Glaridichthys (Fig. 142B) und anderen, einen schraubenförmig gedrehten Ausläufer bei Gulapinnus (Fig. 142C). Nicht selten treten Zähnchenbildungen an den Seitenteilen hinzu. Das ganze, den Körper mächtig überragende Organ ist gestützt durch die verlängerten, nach vorn gerichteten Haemapophysen und unteren Dornfortsätze des benachbarten Abschnittes der Wirbelsäule (Fig. 141), in anderen Fällen auch durch modifizierte Rippenenden. Im besonderen erfährt dadurch der Flossenträger eine sehr starke Verankerung im Fischkörper, wird dadurch ein fester Ansatzpunkt gewonnen für die überaus mächtig entwickelte Muskulatur.

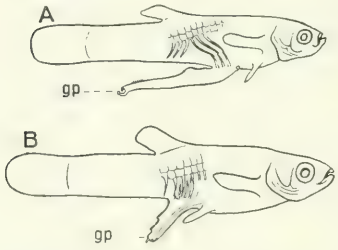


Fig. 141. Männchen von Glaridichthys januarius (A) und von Jenynsia lineata (B). (Nach Garman, 1895 (I)[38].) gp Gonopodium.

In der Ruhe wird das Organ nach hinten umgeschlagen, der Bauchseite angelegt getragen, es erscheint zuweilen als ein recht voluminöses Organ, das fast halbe Körperlänge erreichen kann (Fig. 141A). Seine Aufgabe besteht darin, zwischen männlicher und weiblicher Geschlechtsöffnung eine verbindende Brücke herzustellen, auf der das Sperma von der einen zur anderen hinübergleiten kann.

Bei der Paarung wird der Überträger seitlich herumgeschnellt, so daß er nun aufgerichtet mit der Spitze nach vorn zeigt, und in dieser Haltung stürzt dann das Männchen von hinten und unten her auf ein Weibchen los (Fig. 143), gleichsam als wolle es dasselbe durchbohren, bringt für einen Augenblick die Spitze seiner Analflosse mit der weiblichen Geschlechtsöffnung in Berührung, saust fortgerissen von der Gewalt des eigenen Vorstoßes über das Weibchen hinaus, worauf die nach vorn gekehrte Analflosse wieder in die Ruhelage zurückkehrt. Dabei ist die

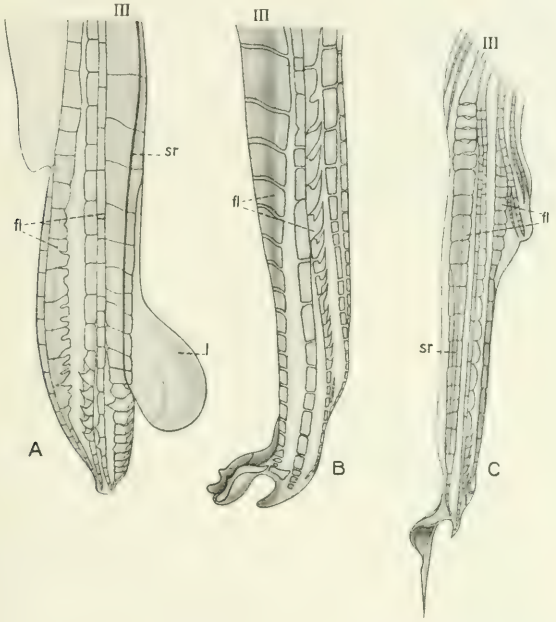


Fig. 142. Gonopodien verschiedener männlicher Cyprinodontiden: A von Poecilia vivipara, B von Glaridichthys januarius, C von Gulapinnus decemmaculatus. (Nach Langer[38].) fl Flossenstrahlen, l löffelförmiger Anhang, sr Samenrinne, III dritter Flossenstrahl der Analflosse.

Abgabe des Spermas erfolgt. Ein Spermapaket, in dem zahlreiche Spermatozoen durch eine Kittmasse zu einem Klumpen von der Form eines regelmäßigen Rotationsellipsoids vereinigt sind, trat aus der männlichen Geschlechtsöffnung auf die Samenrinne des Gonopodiums über, glitt in dieser Rinne an der Analflosse entlang und schob sich schließlich am Ende, wo die haken-, lappen- oder korkzieherartigen Spitzenteile eine Verankerung mit der weiblichen Geschlechtsöffnung bewerkstelligten, in diese Öffnung ein. Die Paarungshandlung wird sehr

häufig wiederholt, man findet daher stets massenhaft die Spermatozoen in den Falten der inneren Eileiterwandungen des Weibchens angesammelt, von wo aus dann die innere Befruchtung der Eier dieser lebendig gebärenden Fische erfolgt.

Fig. 143. Pärchen von Glaridichthys januarius in Paarungsstellung. Oben das Weibchen, unten das Männchen. (Aus STANSCH[39].)

Bei jeder Paarung wird jeweils nur ein einziges Spermapaket übertragen, es stehen solche aber den Männchen für eine vielfache Wiederholung des Aktes zur Verfügung, angehäuft im Endabschnitt des Hodens.

Die Mehrzahl der Cyprinodontiden zeigt diese eigenartige Verwendung der Analflosse, also Gattungen wie Xiphophorus, Gambusia, Girardinus, Glaridichthys, Poecilia, Gulapinnus und andere. Bei zwei Formen nun, bei den südamerikanischen Gattungen Jenynsia und Anableps, erfährt das Organ eine höchst bemerkenswerte Weiterbildung. Der Aufbau des Überträgers bleibt im wesentlichen der gleiche, nur wird er von normaler Körperhaut überzogen, erscheint er sogar großenteils beschuppt. Dann aber vor allem kommen die Samenrinnen in Wegfall und es tritt der Samenleiter selbst als geschlossenes Rohr in die Analflosse ein, durchzieht sie bis zur Spitze, mündet nahe derselben auf einem zungenartigen fleischigen Fortsatz aus (Fig. 144). Diese Spitze wird bei der Paarung direkt in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt, so daß der Samen also nunmehr unter Verlängerung der Paarungsdauer ganz unmittelbar, ohne irgendwie mit der Außenwelt in Berührung zu kommen, aus den männlichen Leitungswegen in die weiblichen übergeführt wird. Und damit begegnen wir hier zum erstenmal einer Form der Samenübertragung, die kennzeichnend ist für die Gesamtheit der echten Begattungsorgane, wie wir sie in den folgenden Kapiteln kennen lernen werden.

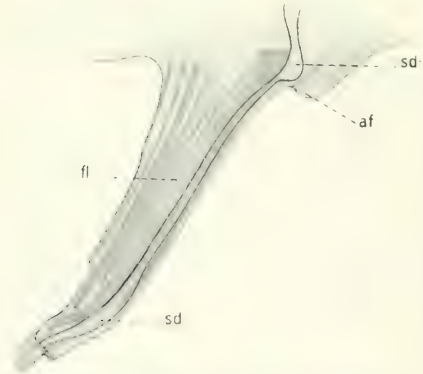


Fig. 144. Gonopodium eines Männchens von Jenynsia lineata. (Nach LANGER[38].) af Afterpapille mit After, fl Flossenstrahlen, sd Samenleiter.

Eine höchst merkwürdige Besonderheit in der Handhabung dieser Gonopodien ist noch hervorzuheben. Im allgemeinen erfolgt das Aufrichten der Anal-

flosse in funktionsbereiten Zustand nicht in irgend einer beliebigen nach vorn gerichteten Bewegung, sondern unter Ausführung einer seitlichen Drehung. Viele Arten können diese Drehung bald nach rechts, bald nach links hin ausführen, wobei dann naturgemäß bald die rechte und bald die linke Samenrinne als Gleitrinne Verwendung findet, doch kann sich eine Gewöhnung an eine bestimmte Drehungsrichtung herausbilden, wie z. B. Glaridichthys januarius vorwiegend nach links, Gulapinnus decemlineatus vorwiegend nach rechts dreht. Bei Jenynsia erfolgt die Drehung stets nach rechts, was sich schon daraus als notwendig ergibt, daß die Mündung des Samenleiters in einer napfartigen Vertiefung der rechten Seite des Zungenfortsatzes gelegen ist. Bei Anableps kann dann zwar die Drehung wieder bald nach rechts, bald nach links vollzogen werden, aber mit der Einschränkung, daß für ein bestimmtes Individuum jeweils nur eine Drehungsrichtung ausführbar ist. Die Gesamtheit der Männchen von Anableps zerfällt so in eine rechtsdrehende und in eine linksdrehende Gruppe. Ein äußeres morphologisches Merkmal läßt beide Individuengruppen sofort auseinanderhalten: bei der linksdrehenden Gruppe liegt eine kleine drüsige Anschwellung auf der rechten Seite des Gonopodiums, bei der rechtsdrehenden auf der linken Seite (Fig. 145). Und was noch eigenartiger ist, den beiden Männchengruppen entsprechen zwei ebenfalls gesonderte Weibchengruppen, von denen die eine eine nach rechts gewendete, die andere eine nach links gerichtete Geschlechtsöffnung aufweist. Deren Richtung wird jetzt bestimmt durch eine große Schuppe, welche die weibliche Geschlechtsöffnung wie eine Klappe deckt, und es ergibt sich ohne weiteres aus einer Betrachtung der beigefügten Skizzen der Fig. 145, daß ein linksdrehendes Männchen sein Kopulationsorgan nur an einem rechtsgedrehten Weibchen einsetzen kann und umgekehrt. Zahlenmäßig entsprechen sich die korrelativen Gruppen beider Geschlechter aufs genaueste.

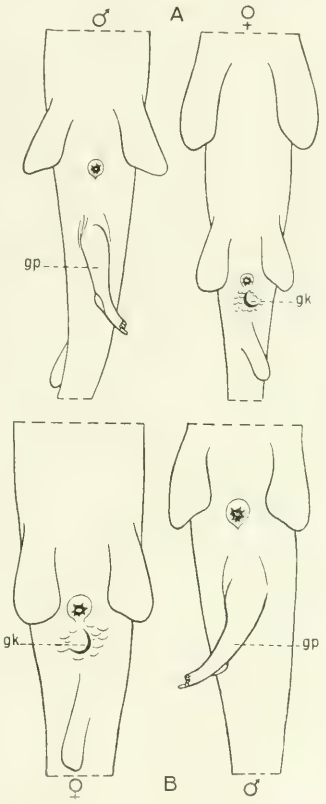


Fig. 145. Anableps anableps: A linksdrehendes Männchen mit rechts gedrehtem Weibchen, B rechts drehendes Männchen mit links gedrehtem Weibchen. (Nach Garman, 1895(II)[38].) gk weibliche Genitalklappe, gp männliches Gonopodium.

Damit können wir eine Gruppe von Organen als abgeschlossen gekenn-

zeichnet betrachten, deren physiologische Leistung durchaus einheitlich insofern ist, als sie den Samen von der männlichen Geschlechtsöffnung auf oder in den weiblichen Körper zu übertragen haben, deren gemeinsames morphologisches Kennzeichen zunächst nur ein negatives insofern ist, als sie trotz dieser Betätigung nach Aufbau wie Genese niemals unmittelbar dem Bereiche der Genitalwege beider Geschlechter irgendwie angehören. Als gemeinsames positives morphologisches Merkmal ließe sich allenfalls anführen, daß sie nahezu stets aus Körperanhängen von der Bedeutung ursprünglicher Bewegungsorgane sich ableiten. Das bedarf keinerlei weiterer Auseinandersetzungen bei allen im Zusammenhang dieses Kapitels genannten Gliedertieren, mit Ausnahme der Libellen, wo die als Samenüberträger fungierenden Abdominalanhänge zum wenigsten sehr wahrscheinlich nichts mit Extremitäten irgendwelcher Art zu tun haben, sondern selbständig entstandene Auswüchse der betreffenden Segmente darstellen. Aber auch bei den Tintenfischen handelt es sich wiederum durchaus um ursprüngliche Bewegungsorgane, wie alle Cephalopodenarme so ist natürlich auch der Hectocotylus morphologisch ein Teil des Molluskenfußes. Für die umgebildete Analflosse der Cyprinodontiden ist die gleiche morphologische Deutung unmittelbar gegeben. Es mag daher berechtigt erscheinen, den bisher nur für den einen oder den anderen beschränkten Formenkreis (Gonopoden der Myriapoden, Gonopodium der Cyprinodontiden) gebrauchten Ausdruck „Gonopodium" auf die Gesamtheit der hier besprochenen Organe zu übertragen, wobei dann stets der Gesamtkomplex der zu einer physiologischen Einheit verbundenen Körperteile diesen Namen erhalten möge. Also nicht nur die umgebildete Extremität eines Copepoden oder der Kiefertaster einer Spinne oder der Hectocotylus eines Cephaloden oder die Analflosse eines Cyprinodontiden stellen je ein solches Gonopodium dar, sondern auch die beiden als Einheit wirkenden Extremitäten des siebenten Körperringes vieler Tausendfüßler oder die beiden ersten Abdominalbeine der dekapoden Malakostrakenkrebse sind je ein Gonopodium. Und es tut gewißlich der Einheitlichkeit dieses Begriffes keinen Eintrag, wenn wir auch die Gesamtheit der Umbildungen auf der Ventralseite des zweiten und dritten Abdominalsegmentes der Libellen mit diesem Namen belegen. Zumal ja der Begriff einheitlich nur physiologisch definiert werden kann und seine morphologische Kennzeichnung als ursprüngliches Bewegungsorgan bei den einzelnen Tiergruppen wieder ganz verschiedenartige Körperteile umfassen muß.

Als Überträger des Spermas von der männlichen zur weiblichen Geschlechtsöffnung stellen diese Gonopodien ganz zweifellos wirkliche Begattungsorgane dar. Da sie aber als solche nicht unmittelbar dem morphologischen Bereiche des Genitalbezirkes angehören, so mögen sie als „unechte Begattungsorgane" bezeichnet werden und damit in Gegensatz gestellt sein zu den echten Begattungsorganen, die stets unmittelbar hervorgehen aus Differenzierungen der peripherstenAbschnitte der Genitalwege, die weiter zumeist wenigstens eine sehr viel innigere körperliche Vereinigung beider Geschlechter herbeiführen. Mit ihrem vielgestaltigen Aufbau, ihrer vielseitigen Betätigung werden sich die folgenden Kapitel zu beschäftigen haben.

8. Kapitel

Die echten Begattungsorgane

I. Vorstufen, Anfänge und primitive Zustände

Spermaübertragung durch einfaches Aufeinanderpressen der Genitalöffnungen. Dabei wirksame Hilfsorgane — Mixipodien der Haifische, Spicula der Rundwürmer. Die Paarungsvorgänge bei Grillen und Laubheuschrecken, Bedeutung des Titillators. Mixipodium der Perliden. Paarungsakt der Vögel. Herausbildung eines ausrollbaren Begattungsgliedes bei Würmern. Die entsprechend gebauten Kopulationsorgane der pulmonaten Landschnecken und ihre Verwendung — bei Arion, Helix pomatia, Limax maximus. Einfachste zapfenartige Begattungsglieder bei Würmern und Gliedertieren. Deren kompliziertere Zustände bei Milben und Phalangiden. Nochmalige einfache Zustände bei niederen Insekten. Die Penisbildungen der Proso- und Opisthobranchier. Das Begattungsorgan von Clinus.

Nach einer vorläufigen Feststellung können wir unter echten Begattungsorganen alle die Bildungen zusammenfassen, welche unmittelbar an den Ausgangspforten des Genitalapparates gelegen, morphologisch als spezifische Sonderbildungen seiner Leitungswege erscheinen und physiologisch die Aufgabe haben durch unmittelbaren Kontakt der Geschlechtsöffnungen das Sperma aus dem männlichen Körper in den weiblichen überzuleiten. In ihnen erhalten wir den Begriff des wirklichen Begattungsgliedes, eines echten Penis, wie wir alle diese morphologisch überaus verschiedenwertigen Organe zu benennen pflegen.

Ihre Analyse führt uns zurück zu den primitivsten Formen der Spermaübertragung. Bei Knochenfischen, die ihre Geschlechtsprodukte frei ins Wasser entleeren, hatten wir vielfach eine mehr oder weniger enge körperliche Vereinigung beider Geschlechter während des Geschlechtsaktes feststellen können (vergl. S. 113ff.), von dieser Vereinigung blieben aber stets — von den besonderen Verhältnissen der Cyprinodontiden abgesehen (vergl. S. 164ff.) — die eigentlichen Geschlechtsöffnungen unberührt. Werden auch diese bis zur Berührung einander genähert, so wird es dann leicht geschehen können, daß das Sperma nicht mehr in das umgebende Wasser, sondern direkt in die weibliche Genitalspalte sich ergießt. Das muß der Fall sein bei einer ganzen Reihe viviparer Knochenfische[1], bei denen ja unbedingt eine innere Befruchtung der Eier vorliegt, also etwa bei Cymatogaster aggregatus, bei marinen Cottus-Arten (scorpius, quadricornis), bei der Aalmutter, Zoarces viviparus, wo wir von der Paarung so viel wissen, daß das Männchen sich quer unter das Weibchen legt und die Samenübertragung

unter heftiger Bewegung des männlichen Körpers in wenigen Augenblicken erfolgt. Das ist ferner der Fall bei einem Vertreter der cyclostomen Fische, bei dem Neunauge, Petromyzon[2]. Hier saugen sich zunächst die von den Männchen bedrängten Weibchen mit ihrem Saugmund an Steinen fest, worauf ein Männchen sich in der gleichen Weise am Hinterkopf des Weibchens anheftet (Fig. 146). Beide Fische verbleiben in dieser Lage nebeneinander in ständig schlängelnder Bewegung, bis das Männchen seinen Schwanzteil um den des Weibchens spiralig herumzuschlagen beginnt und ihrer beider Bauchseiten in Berührung zu bringen sucht, oftmals in vergeblicher Anstrengung, schließlich aber mit Erfolg, worauf ein Augenblick ruhigen Verharrens die Spermaüberführung anzeigt, gesichert und gefördert dadurch, daß die männliche Geschlechtsöffnung, morphologisch repräsentiert durch den Porus abdominalis, auf einer kegelförmig verlängerten

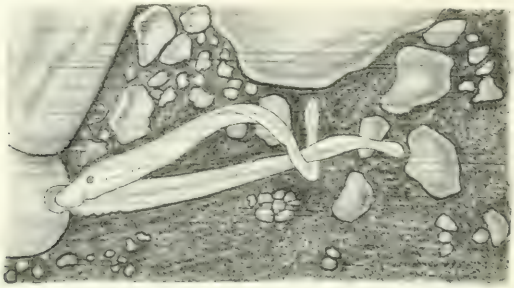


Fig. 146. Paarungsstellung von Petromyzon wilderi. (Nach Dean and Sumner[2].)

Papille liegt und so eine innigere Vereinigung mit dem weiblichen Genitalporus ermöglicht.

Oder nehmen wir die Salamander. Wenn bei ihnen das Sperma vom Männchen in Form von Spermatophoren frei abgesetzt und dann vom Weibchen aktiv aufgenommen wird (vergl. S. 125ff.), so ist leicht das Weitere vorstellbar, daß das Männchen die Spermatophore nicht erst auf eine äußere Unterlage abgibt, sondern sie direkt dem weiblichen Genitalspalt eindrückt. Und in der Tat treffen wir diesen Begattungsmodus bei einzelnen Salamandern an[3], etwa bei Megapterna montana, wo das Männchen ein Weibchen mit Schwanz und Hinterbeinen fest umschlingt, seine stark angeschwollene Kloakenöffnung mit der des Weibchens in unmittelbare Berührung bringt und die Spermatophore in den weiblichen Kloakenspalt direkt hineinschiebt, darin unterstützt durch aktive Aufnahmebewegungen der weiblichen Kloakenlippen. Ganz ähnlich verhält sich Euproctus rusconii. Der männliche Kloakenwulst nimmt hier die Form eines krummen Hakens an, welcher angepreßt an die weibliche Genitalspalte die Spermamassen direkt in die weiblichen Geschlechtsgänge überfließen läßt, ein Vorgang, der oft Stunden, ja selbst ganze Tage in Anspruch nehmen kann.

Es bedarf diese primitivste Form der Samenübertragung zunächst noch kaum irgendwelcher Sonderdifferenzierungen im Bereiche der Genitalöffnungen, es fließt das Sperma einfach aus dem männlichen Geschlechtsgang in den weiblichen über. Dieses Überfließen wird nun zunächst durch mancherlei Vorrichtungen im besonderen gesichert, durch Vorrichtungen, welche, dem männlichen Körper angehörend, teils der engeren Verbindung der aufeinander gepreßten Genitalmündungen dienen, teils der Wegbahnung und der Wegerweiterung für den Samen im Bereiche der weiblichen Geschlechtswege. Wir wollen alle diese Bildungen, welche an der eigentlichen Samenübertragung durchaus gar nicht beteiligt sind, mit dem Namen Mixipodien belegen, wobei dieser Begriff wiederum nur rein physiologisch als Einheit definiert werden soll, morphologisch umfaßt er ganz verschiedenwertige Organe.

Typischste Bildungen dieser Art zeigen uns die Haifische. Unter einfachem Aufeinanderpressen der Genitalöffnungen erfolgt bei ihnen stets die Samenübertragung. Der Vorgang selbst ist naturgemäß nicht leicht der Beobachtung

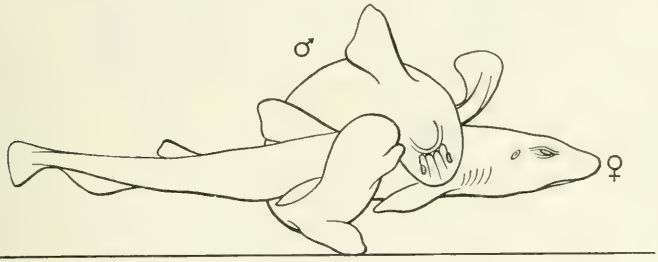


Fig. 147. In Paarung begriffenes Pärchen des Katzenhaies. (Nach Bolau[4].)

zugänglich, wir kennen ihn eigentlich des näheren nur vom Katzenhai, Scyllium catulus[4]. Das Männchen umschlingt dabei sein Weibchen in höchst eigenartiger Weise derart, daß es mit seinem Körper einen quergelagerten geschlossenen Ring um den gerade gestreckten Leib des Weibchens bildet, daß seine Kopf- und Schwanzenden sich über dem Rücken des Weibchens kreuzen (Fig. 147). In dieser Lagerung pressen sich dann die hinter den Bauchflossen gelegenen Genitalspalten fest aufeinander und der Samenerguß erfolgt unmittelbar von Körper zu Körper. Das aber jetzt unter tätiger Mitwirkung eines besonderen Apparates, der aus einer Umformung der männlichen Bauchflossen hervorgeht. Es handelt sich um die seit altersher bekannten, wohl nirgends fehlenden Pterygopodien der männlichen Haifische, wohl auch als Mixipterygien oder Kopulationsglieder bezeichnet[5]. Ihre Grundlage bilden Skeletteile der Bauchflossen. Ganz allgemein können wir an diesem Skelett unterscheiden einen Flossenstamm und die seitlich ansitzenden Flossenstrahlen, und der Flossenstamm setzt sich seinerseits wieder aus Basal- und Stammknorpel zusammen, beide voneinander ge-

trennt durch eine wechselnde Zahl kleinerer Schaltknorpel (Fig. 148). Der Basalknorpel bleibt als Träger der ganzen Flosse unverändert erhalten, das gleiche gilt von der Mehrzahl der eigentlichen Flossenstrahlen, von Grund aus umgestaltet wird dagegen der periphere Abschnitt im Bereiche des Stammknorpels. Derselbe wird außerordentlich verlängert, ihm legen sich zugleich als sekundäre

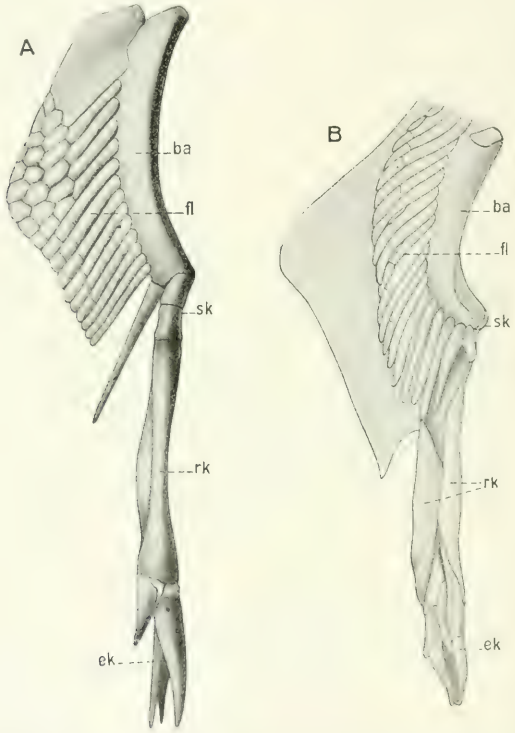


Fig. 148. Knorpelskelett der Bauchflossen männlicher Haifische, mit typisch entwickelten Mixipodien: A von Heterodontus, B von Mustelus laevis. (A nach Gegenbaur[6], B nach Huber[6].) ba Basalknorpel, ek Endknorpel, fl Flossenstrahlen, rk Randknorpel, sk Schaltknorpel.

Bildungen Randknorpel an (Fig. 148), die mit ihm zusammen eine Rinne und bei manchen Formen, wie den Scylliiden, sogar eine Röhre entstehen lassen, seine Endspitze erscheint ferner als Träger einer wechselnden Zahl sehr verschieden gestalteter, frei vorragender und zumeist beweglicher Endknorpel. Während alle diese peripheren Teile eine starke Tendenz zeigen zu verkalken und so ihre Festigkeit zu erhöhen, bleibt das eigentliche Flossenskelett durchaus knorpelig.

Äußerlich sucht sich das Mixipodium mehr und mehr aus dem Flossenverband herauszuheben. Bei Scymnus (Fig. 149A) ist es noch fast der ganzen Länge nach mit der Bauchflosse verwachsen, bei Centrina (Fig. 149B) ist die Loslösung schon eine vollkommenere und bei vielen anderen (Fig. 149C) ist daraus ein völlig selbständiges frei vorragendes stabförmiges Gebilde geworden. Stets ist das Mixipodium als solches von der äußeren Haut überzogen, die Beschuppung aber tritt zurück und beschränkt sich, wenn sie überhaupt vorhanden ist, auf die Ventralfläche. Das Ende trägt nicht selten neben den Endknorpelstücken, die in ihrer Gesamtheit ausgespreizt und wieder zusammengelegt werden können, einen oder mehrere bewegliche Stacheln (Fig. 149B), die aus einer sehr harten, fast knochenartigen Substanz bestehen und direkt die äußere Haut durchbrechen (bei Centrina, Mustelus, Spinax, Selache und anderen). Im einzelnen ist dann, wie schon die in Fig. 149 wiedergegebenen Beispiele zeigen, die Gestalt der Mixipodien überaus mannigfach. Wohl den kompliziertesten Typus zeigen die Chimaeren (Fig. 150).

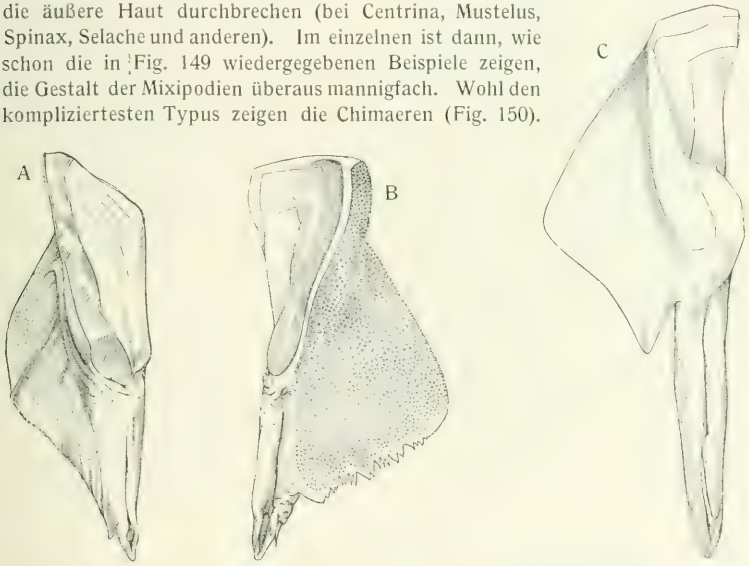


Fig. 149. Mixipodien verschiedener Haifischmännchen: A von Scymnus lichia, B von Centrina salviani, C von Carcharias lamia. (Nach Huber[5].)

Bei ihnen treten die Mixipodien äußerlich in die Erscheinung als überaus voluminöse, von den eigentlichen Bauchflossen gänzlich unabhängige Gebilde. An der Basis fassen sie zwischen sich die Kloake mit der äußeren Genitalöffnung, in ihrem proximalen Teil bestehen sie aus einem fleischig-muskulösen, von glatter Haut überzogenen Stamm und distalwärts endlich laufen sie aus in drei lange unbewegliche Fortsätze, denen im Inneren drei dünne, verkalkte Skelettstücke entsprechen. Der eine dieser drei Stäbe ist nur von dünner Haut überzogen, über ihn führt eine Rinne nach rückwärts bis nahe zur Geschlechts-

öffnung hin, die übrigen beiden sind zum größeren Teil umhüllt von einem eigenartigen schwammigen Gewebe, dazu bedeckt von feinen häkchenartigen Hautgebilden.

Nach dem geschilderten Aufbau könnte man leicht auf die Vermutung kommen, daß es sich hier ähnlich wie bei der Analflosse der Cyprinodontiden, um ein Gonopodium handeln möchte. Indessen deutet alles, was bisher über die Verwendung dieser Gebilde in Erfahrung gebracht werden konnte, auf einen

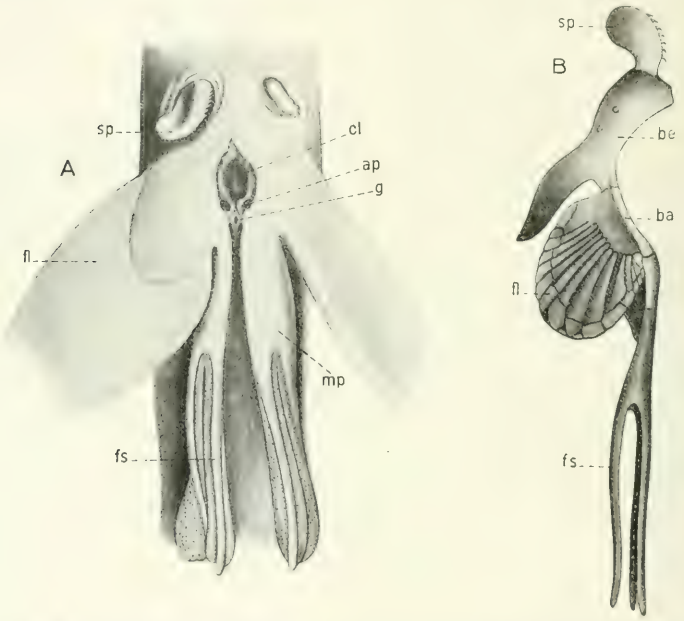


Fig. 150. Mixipodien einer männlichen Chimaera: A in Ansicht von der Bauchseite, B im Knorpelskelett. (Nach GEGENBAUR[8].) ap Abdominalporen, ba Basalknorpel, be Beckenknorpel, cl Kloakenöffnung, fl Flossenstrahlen bez. Flosse, fs Endfortsätze des Mixipodiums, g männliche Genitalöffnung, mp Mixipodium, sp Sägeplatte.

durchaus andersartigen Gebrauch hin. Bei der Umschlingung der Geschlechter, wie sie oben geschildert wurde, erfolgt eine Einführung der Mixipodien in die weibliche Kloakenöffnung, beim Katzenhai übrigens jeweils nur von dem der einen Seite. Diese Einführung wird erleichtert durch schlüpfrige Sekrete, welche das ganze Organ vor dem Gebrauch überziehen und welche erzeugt werden in besonderen Drüsentaschen, die sich stets im Bereiche der Bauchflossen vorfinden, oft eine sehr beträchtliche Ausdehnung gewinnen können (Fig. 151) und ihre Abscheidungsprodukte bald durch grubenförmige Rinnen, bald durch besondere

Kanäle auf die Oberfläche des Mixipodiums ergießen. Morphologisch gehen diese Drüsensäcke aus Einstülpungen der äußeren Haut hervor, sie bilden bei den Rochen förmliche tubulöse Drüsenkörper. Dieses schlüpfrige Sekret glättet also nun alle Rauhigkeiten der Oberfläche der Mixipodien, sie können daher leicht in die zur Brunstzeit stark erweiterte weibliche Kloakenöffnung eingeführt und bis unmittelbar zur Mündung der Eileiter vorgeschoben werden. Nun tritt der komplizierte Endapparat mit seinen Endknorpeln in Tätigkeit. Derselbe stellt in seiner Gesamtheit (vergl. etwa Fig. 148) einen dilatatorischen Apparat dar, insofern seine Endstücke wohl zusammengelegt eingeführt werden, dann aber unter der Wirkung eines besonderen überaus mächtigen Spreizmuskels sich auseinander spreizen und so die Wandungen des Hohlraumes, in dem sie sich befinden, d. h. also vor allem die Umgebung der Eileitermündungen weit ausdehnen. Zugleich wirken die ringsum in die umgebenden Kloakenwände eingedrückten Endstücke als Sperrhaken und erhöhen so die Festigkeit in der Vereinigung der beiderseitigen Geschlechtsteile. Ist das alles erfolgt, so stülpt nun das Männchen die Papille, auf welcher die Mündungen der Samenleiter liegen, aus der Kloake vor, preßt sie zwischen den Mixipodienteilen hindurch in die weibliche Kloakenspalte hinein und ergießt seinen Samen, der nun leicht in den ausgeweiteten Räumen seinen Weg bis zu den Eileitermündungen und in dieselben hinein finden kann. Nach geschehener Samenentleerung klappt der gesamte Endapparat wieder zusammen und das Mixipodium kann leicht herausgezogen werden. Es dienen diese Organe also zugleich einer innigeren Verankerung der Geschlechtsteile wie einer Erweiterung der das Sperma aufnehmenden Leitungswege, und diese Aufgaben im Bereiche der unmittelbarsten geschlechtlichen Vereinigung rechtfertigen den gegebenen Namen eines Mixipodiums. Mancherlei Besonderheiten mögen im Gebrauch dieser Haifischmixipodien wohl noch festzustellen sein, dafür spricht allein schon ihre mannigfache und wechselnde Gestalt. Fehlt doch beispielsweise an den oben geschilderten Mixipodien von Chimaera ganz der eigentliche dilatatorische Apparat, an dessen Stelle drei starre Stabfortsätze sich finden. Mit der Samenübertragung als solcher aber haben sie wohl niemals etwas zu tun und die bisher vorliegenden Angaben darüber bedürfen zum mindesten einer erneuten Bestätigung[6].

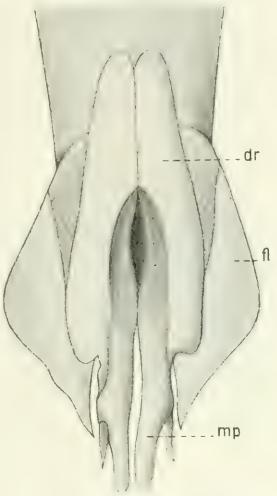


Fig. 151. Bauchflossen und Mixipodien von Acanthias vulgaris in Ventralansicht. (Nach Jungersen[5].) dr Drüsensack, fl Bauchflosse, mp Mixipodium.

Es haben derartige mixipodienartig wirkende Organe sich ein zweites Mal entwickelt bei einer ganz anderen Tiergruppe auf Grund gänzlich andersartiger

Organisation, bei den Nematoden oder Rundwürmern. Die Genitalöffnung hat hier bei beiden Geschlechtern eine ganz verschiedene Lage, sie findet sich im männlichen Geschlecht als eine zugleich den After aufnehmende Kloakenspalte nahe dem Hinterende des Körpers, sie mündet bei den Weibchen stets selbständig nach außen durch einen viel weiter vorn in der ventralen Mittellinie gelegenen Porus. Während der Paarung heften sich beide Geschlechter mit den Rändern ihrer Geschlechtsöffnungen aneinander, wobei dann, wenn das meist kleinere Männchen der mittleren oder vorderen Körperregion des Weibchens seitlich ansitzt, eine sehr charakteristische, etwa Y-artige Figur entsteht (Fig. 152). Die Festigkeit dieser Vereinigung wird durch eine ganze Reihe besonderer Einrichtungen gesichert und erhöht[7]. Zunächst kann das Männchen dabei sein Weibchen mit seinem drehrunden Körper umschlingen, wie es von Strongylus, Mermis und anderen beobachtet worden ist, weiter können besondere Haftapparate entwickelt sein, von denen die ausgeprägtesten die sog. Bursabildungen der männlichen Strongyliden sind. Im einfachsten Falle handelt es sich da um niedere Verdickungen der Cuticula, die als Leisten zu beiden Seiten die Kloakenspalte umziehen. Es werden diese Leisten aber zu sehr auffälligen Gebilden, wenn sie sich zu hohen flügelförmigen Säumen erheben und dann eine trichterförmige Hohlung umspannen, in deren Grund die Kloakenöffnung gelegen ist (Fig. 153 B, C). Sie stellen jetzt die sog. Bursallappen dar, bestehen aus einer doppelten Cuticularlamelle und erscheinen gestützt durch eigenartige Rippenbildungen, die von der hypodermalen körnigen Subcuticula erfüllt sind, wohl auch einzelne Muskelfasern aufweisen können. Es sind diese Rippen dehnbar, unter ihrer Wirkung spreizt sich der ganze Apparat aus und legt sich um die

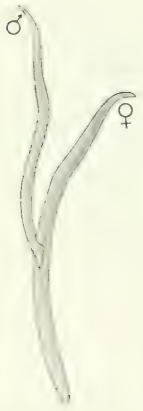


Fig. 152. In Paarung begriffenes Pärchen von Dochmius duodenalis. (Nach Leuckart[7].)

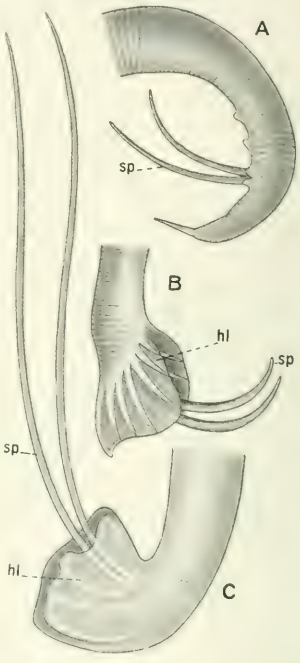


Fig. 153. Hinterenden verschiedener Nematodenmännchen: A von Aspidocephalus scleciformis, B von Diaphanocephalus costatus, C von Strongylus longevaginatus. (A, B nach Diesing, 1855[8], C nach Diesing, 1857[8].) hl bursale Haftlappen, sp Spicula.

weibliche Geschlechtsöffnung herum, sie allseitig umschließend. Und diese Umschließung wird vielfach noch verstärkt durch Abscheidung eines erhärtenden Sekretes, das zwischen Bursallappen und weiblicher Körperoberfläche abgelagert wird, häufig in solchen Mengen, daß es allenthalben über die Ränder der Bursa hervorquillt und nach der Paarung deren Vollzug als zurückbleibende bräunliche Masse auch nachträglich noch äußerlich an der weiblichen Geschlechtsöffnung anzeigt. Bei einem freilebenden Nematoden des Mittelmeeres, bei Thoracostoma strasseni, sind als sezernierende Organe dieser Kittmassen birnförmige Drüsenzellen des weiblichen Körpers, gelegen in der Umgebung der weiblichen Geschlechtsöffnung, ermittelt worden. Die Wirkung aller dieser Haftvorrichtungen ist eine überaus starke. Strongyliden bleiben so tage- und selbst wochenlang miteinander in Paarung verbunden und manche dieser Würmer hielt man in diesem Zustande zuerst direkt für Doppeltiere, in denen beide Geschlechter fest miteinander verwachsen seien. Wie etwa den in der Luftröhre von Vögeln schmarotzenden Syngamus trachealis, der nichts anderes ist als ein in Kopula begriffenes Pärchen eines Strongyliden. Andere, wie das in der Leibeshöhle von Oligochaeten lebende Synoecnema fragile, sind bisher nie anders als in der oben geschilderten Paarungsstellung vereint angetroffen worden.

Bursallappen und Kittsubstanz schließen neben ihrer Haftwirkung die vereinten Genitalspalten völlig gegen die Außenwelt ab und die Überleitung des Spermas kann sich in einer sehr gesicherten Form vollziehen. Aber nun findet sich zur weiteren Sicherung dieser Überleitung noch eine besondere Vorrichtung im Bereiche der männlichen Kloake, welche bei gänzlich abweichenden morphologischen Beziehungen in ihrer physiologischen Leistung durchaus den Mixipodien der Haie gleichzusetzen ist. Es handelt sich bei dieser Vorrichtung um die sogenannten Spicula der männlichen Nematoden[9]. Dieselben stellen zumeist lange dünne, leicht gekrümmte Nadeln dar, die eine bei den einzelnen Formen sehr wechselnde Größe besitzen, in einzelnen Fällen halbe Körpergröße erreichen können (Fig. 153). Auch ihre Form kann schwanken, hervorzuheben ist besonders das Auftreten akzessorischer Stücke, welche die Führung der Spicula bei ihrer Verschiebung zu übernehmen haben. Dies besonders bei freilebenden Nematoden. Der Zahl nach treten sie zumeist paarig auf, wobei aber dann zuweilen eine Asymmetrie in der Länge der beiderseitigen Spicula sich bemerkbar machen kann; nur ein einziges Spiculum weist Paramermis auf; einigen anderen, wie beispielsweise der Trichine, fehlen sie ganz. Gebildet werden die Spicula in langgestreckten zylindrischen Hautsäcken, welche dorsalwärts vom Enddarm liegen und auch in diesen einmünden. Diese Säcke bestehen aus Cuticula, hypodermaler Subcuticula und einer Muskelschicht; in ihrem innersten Grunde geht ihre Cuticula unmittelbar in die Cuticularsubstanz der Spicula über, ebenso wie auch die körnige Plasmamasse der Subcuticula in sie eindringt und sie bis zur Spitze durchziehen kann. Dazu tritt endlich noch ein besonderer Muskelapparat: Protraktoren, welche die Spiculasäcke umhüllen, und Retraktoren, die von den benachbarten Körperwänden des Wurmes zur Basis der Spicula hinziehen.

Unmittelbar nachdem bei der Paarung zweier Würmer die Ränder ihrer

Geschlechtsspalten sich zusammengeschlossen haben, werden nun die Spicula aus ihren taschenartigen Behältern vorgetrieben und in die weibliche Vagina eingestoßen, worauf der Spermaerguß vor sich geht. Und zweifellos treten die Spicula jetzt in die Erfüllung ihrer wesentlichsten Funktion ein, sie haben die Wände der weiblichen Geschlechtswege auseinander zu spreizen und so dem Samen einen breiten Weg zum leichteren Eindringen zu bieten. Anteil an der Überleitung des Spermas haben die Spicula bei den Nematoden ebensowenig wie die Mixipodien bei den Haien, zum allermindesten bei deren überwiegender Mehrzahl. Nur in einem einzigen besonderen Fall, bei Ichthyonema[10], ist bis jetzt wahrscheinlich gemacht, daß die Spicula, die hier rinnenförmig gestaltet sind, als Rohr zusammengelegt in die weibliche Vagina eingeführt werden und so die Überleitung des Spermas wirklich selbst übernehmen.

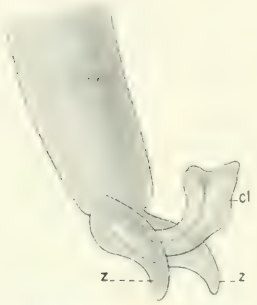


Fig. 154. Hinterleibsende einer männlichen Trichine, mit ausgestülpter Kloake (cl) und mit Analzapfen (z). (Nach Leuckart[7].)

Als Mixipodien wird den Spicula auch eine gewisse Haftwirkung nicht abgesprochen werden können und es ist in dieser Hinsicht die Feststellung von Interesse, daß bei einem der Rundwürmer, denen Spicula gänzlich fehlen, bei der Trichine, daß da gewissermaßen eine andere Vorrichtung an ihre Stelle getreten ist. Da wird nämlich die ganze männliche Kloake selbst als langer, glockenförmig erweiterter Schlauch umgestülpt und in die weibliche Geschlechtsspalte eingeführt, womit Sicherung der Befestigung wie auch der Spermaüberleitung gleichfalls vollauf gewährleistet ist. Besondere zu beiden Seiten gelegene konische Zapfen ermöglichen es dazu noch dem Männchen, auch äußerlich in festem Halt den weiblichen Körper zu umspannen (Fig. 154).

Suchen wir im Tierreiche nach weiteren, den Mixipodien vergleichbaren Bildungen, so wären in solchem Zusammenhange zu beachten einzelne Insektengruppen niederer Rangstufe. Ganz unzweifelhaft begegnen wir da noch dem mechanisch so überaus einfachen Vorgang der Samenübertragung durch Kontakt der Ränder der beiderseitigen Geschlechtsöffnungen bei den Grillen (Grylliden) und Laubheuschrecken (Locustiden)[11]. Der äußere Verlauf der Paarung ist ein sehr absonderlicher. Bei den Grillen zunächst ist die Haltung der Geschlechter während der Paarung stets eine derartige, daß das Weibchen sich über dem Männchen befindet, häufig förmlich auf demselben reitet (Fig. 155). Diese Stellung wird auf verschiedenen Wegen und unter verschiedenartiger Beteiligung der beiden Geschlechter erreicht. Bei der Feldgrille, Liogryllus campestris, nähert das Männchen unter ruckweisen Stoßbewegungen seine Hinterleibsspitze dem Kopfteil des Weibchens, letzteres besteigt alsdann vorwärtsschreitend den Rücken des Männchens und erleichtert es so diesem Männchen, sich unter fortgesetzter Rückwärtsbewegung vollends unter das Weibchen zu schieben, bis

es mit der Spitze seines lang ausgezogenen Hinterleibes die weibliche Geschlechtsöffnung erreicht hat. Ähnlich verhält sich Gryllus domesticus, ganz ähnlich ferner Oecanthus pellucens. Bei anderen, wie der Waldgrille (Nemobius sylvestris), ist das Weibchen der ausschließlich aktive Teil und besteigt von hinten her das regungslos ausgestreckte Männchen, ebenso ist es bei der Maulwurfs-

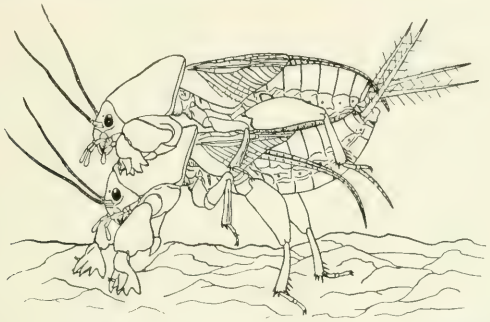


Fig. 155. Pärchen der Maulwurfsgrille in Paarungsstellung. Oben das Weibchen, unten das Männchen. (Nach Boldyrev, Zool. Anzeig. 1913[11].)

grille (Gryllotalpa vulgaris), wo der ganze Vorgang sich in den Erdgängen dieser Tiere abspielt, das Weibchen über den auf den Boden gedrückten Hinterleib des Männchens hinwegkriecht, und später, wenn das Männchen sich mit ausgestreckten Beinen hoch aufrichtet, frei von diesem getragen wird (Fig. 155). Unter den Locustiden zeigt eine japanische Höhlenheuschrecke, die Diestrammena marmorata, fast genau das gleiche Gebahren der Geschlechter wie unsere Feldgrille, nimmt auch die nämliche Paarungsstellung ein (Fig. 156), wogegen bei den übrigen Locustiden die äußeren Erscheinungen sich etwas anders darstellen. Sie mögen zunächst verständlich gemacht werden an dem besonderen Beispiel der Phaneroptera falcata (Fig. 157). Die Männchen sind hier von vornherein äußerst aktiv. Haben sich zwei begattungsbereite Tiere getroffen, so laufen sie zunächst nebeneinander her, bis das Männchen das Weibchen überholt, ihm rückwärts gehend wieder entgegen schreitet und es schließlich von der Seite her mit seinen zu gekrümmten Haftorganen umgebildeten Afterfäden an der Wurzel der Legeröhre zu ergreifen sucht. Ist dies geschehen, so krümmt das Männchen seinen Körper ventralwärts ein (Fig. 157 A) und bewegt sich kreisförmig um die weibliche Legeröhre als festem Punkt

Fig. 156. Pärchen von Diestrammena marmorata in Paarungsstellung. Oben das Weibchen, unten das Männchen. (Nach Gerhardt[11].)

herum, bis es mit Kopf und Vorderkörper hinter der Legeröhre liegt und an dieser mit Mundteilen und Beinen einen neuen festen Halt gewinnen kann (Fig. 157 B). In einer noch späteren Phase wird dieser Halt wieder aufgegeben, sein Hinterleib streckt sich gerade aus und so ist nun nach Vollendung dieses purzelbaumartigen Überschlagens des männlichen Körpers eine Endstellung der Paarung erreicht, bei der die Geschlechter mit abgewendeten Köpfen hintereinander gereiht sind, das Weibchen mit seiner Bauchseite nach unten, das Männchen mit der gleichen Körperseite nach oben gerichtet (Fig. 157 C). Diese gewiß eigenartige Paarungsstellung ist ganz allgemein bei den Locustiden anzutreffen. Auch ihr geht übrigens vielfach ein regelrechtes Besteigen des Männchens von seiten des Weibchens voraus, so bei Ephippigera und Decticus, bei Meconema, als Regel kehrt ferner die Phase eines Überschlagens des männlichen Körpers wieder, nachdem die zugreifenden Afterfäden demselben einen festen Halt an der weiblichen Legeröhre gegeben haben. Bei Locusta-Arten scheint allerdings diese letztere Phase weniger stark ausgeprägt zu sein, sie wird völlig übergangen bei Conocephalus- und Xiphidium-Arten, wo die Tiere beim Einnehmen der Paarungsstellung von vornherein in der entsprechenden Haltung einander begegnen. Es wird diese Stellung in ihrer Eigenart wohl in erster Linie hervorgerufen durch die Gegenwart der Legeröhre des Weibchens, welche dem Männchen den Zugang zur weiblichen Geschlechtsöffnung von oben her zum mindesten bedeutend erschwert. Eine Phase aus der Paarung unserer gewöhnlichen grünen Laubheuschrecke, der Locusta viridissima, mag dazu die anschauliche Erläuterung geben (Fig. 158).

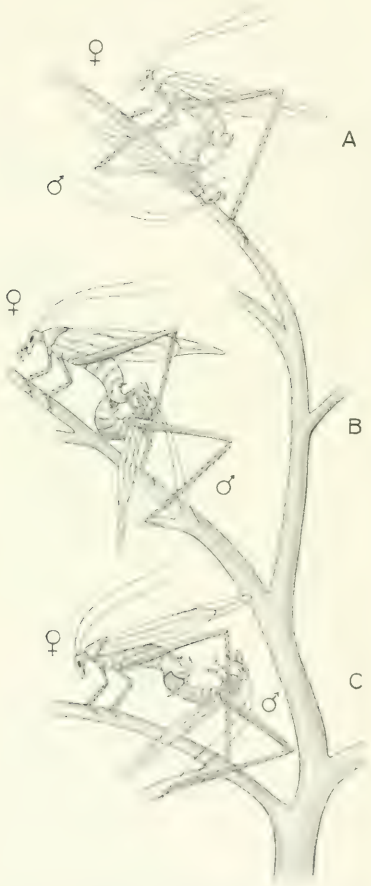


Fig. 157. Drei aufeinanderfolgende Phasen der Paarung von Phaneroptera falcata. (Nach Gerhardt[11].)

Was geschieht nun während aller dieser Vorgänge? Der Beantwortung dieser Frage muß eine kurze Betrachtung der äußeren Genitalregion beider Geschlechter vorausgehen. Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt an der Basis der unteren Legescheiden und weist, abgesehen von der Legeröhre, welche gewissermaßen ihre als Ausfuhrweg der Eier dienende Verlängerung darstellt, keine weiteren Besonderheiten auf. Anders ist es bei den Männchen, von denen wir als besonderes Beispiel die Feldgrille herauswählen wollen (Fig. 159). Da liegt am Hinterende des Körpers zunächst dorsalwärts auf einem voluminösen Vorsprung der After, zu beiden Seiten umstellt von den Afterfäden. Die ganze ventrale Hälfte der Hinterleibsspitze wird eingenommen von besonderen Umbildungen, welche die männliche Geschlechtsöffnung umstellen. Am meisten ventralwärts gelegen ist eine löffelförmig ausgehöhlte Platte, die Lamina subgenitalis, welche auf ihrer Innenfläche die männliche Geschlechtsöffnung trägt. An den Seiten und nach oben hin schließen sich daran an zwei chitinöse Seitenplatten, und darüber ragt endlich ein eigenartiger mehrspitziger Chitinfortsatz vor, der sog. Titillator. Voraus bemerkt muß weiter noch werden, daß die Übertragung des Spermas in Form einer Spermatophore erfolgt. Dieselbe wird ausgebildet im Bereiche der löffelförmigen Subgenitalplatte, insofern in deren rinnenartigen Hohlraum sich zunächst das Sperma ergießt und nachfließende Sekretmassen besonderer Anhangsdrüsen dann eine erhärtende Hülle um dieses Sperma herstellen.

Fig. 158. Paarungsstellung der grünen Laubheuschrecke (Locusta viridissima). (Nach Bolivar[12] aus Gerhardt[11].)

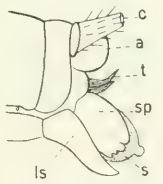


Fig. 159. Hinterende des Abdomens einer männlichen Feldgrille, in seitlicher Ansicht. (Nach Lespès[11].) a Afterwulst, c Afterfäden, ls Lamina subgenitalis, s Spermatophore, sp Seitenplatten, t Titillator.

Alle Vorgänge werden nun leicht verständlich zu machen sein. Während das Männchen in der geschilderten Stellung seine Hinterleibsspitze der Basis der Legeröhre von unten her nähert, erfolgt eine Vorstülpung der eben beschriebenen Teile und setzt zugleich bereits die Bildung der Spermatophore ein, die alsdann getragen wird von der löffelförmigen Subgenitalplatte, eine besondere Stütze erhält von den beiden Seitenplatten (Fig. 159). Sowie die Berührung mit der weiblichen Geschlechtsöffnung geschehen ist, tritt zunächst der Titillator in Tätigkeit, er dringt in die äußere Vaginalöffnung ein und hakt sich an ihr fest, wobei das Weibchen selbst durch

Gegendruck von oben her die Einführung unterstützt. Im übrigen bleibt es aber bei der einfachen Berührung der Ränder der beiderseitigen Genitalmündungen, sie genügt, um die Spermatophore aus der männlichen Subgenitalplatte herausgleiten und in die weibliche Geschlechtsöffnung eintreten zu lassen, wie es fast überall auf den gegebenen Figuren zu sehen ist. Wobei allerdings nie die Spermatophore in ihrer Gesamtheit vom weiblichen Körper aufgenommen wird. Des genaueren besteht nämlich eine solche Spermatophore aus einem angeschwollenen blasigen Teil und einem langen Fadenanhang. Letzterer dringt allein wirklich in die weibliche Scheide ein und befestigt sich an der Scheidenwand durch besondere Haltevorrichtungen, durch ihn, der im Inneren von einem Kanal durchzogen ist, fließt das Sperma aus dem ampullenartigen Behälter der Spermatophore in das Receptaculum der weiblichen Genitalwege über.

Es erfolgt also die Samenübertragung durchaus durch einfache Berührung des Mündungsbereiches der Geschlechtsgänge. Bei den Locustiden kann dieser Mündungsbereich im männlichen Geschlecht sich stärker vorwölben als es bei den Grillen der Fall ist, dann liegt die männliche Geschlechtsöffnung bei maximaler Turgeszenz auf einem zylindrischen Vorsprung, der aber gleichfalls nur in enge Berührung mit der weiblichen Genitalöffnung tritt. Unser besonderes Interesse erfordert allein noch der Titillator. Er zeigt sich auf recht verschiedenen Ausbildungsstufen. Er fehlt ganz den Phaneropteriden, ist bei den Stenopelmatiden (Diestrammena) nur rudimentär vorhanden, erreicht den Höhepunkt seiner Entwicklung bei den Grylliden. Seine Gestalt ist eine sehr mannigfache, sie wird im allgemeinen bedingt durch spitzige Hakenfortsätze, nimmt förmlich das Aussehen eines Ankers an bei der Maulwurfsgrille. In seiner Funktion erfüllt der Titillator zum wenigsten zum Teil die Leistungen, welche wir die Mixipodien der Haie und Nematoden ausführen sahen, das heißt, er hat durch Einhaken an der weiblichen Vaginalwand die festere Vereinigung der beiderlei Geschlechtsmündungen zu sichern. Daneben wirkt er freilich zugleich noch als Reizorgan, eine Funktion, die wohl auch den erstgenannten Mixipodien nicht ganz abzusprechen ist, aber doch sicherlich bei ihnen sehr zurücktritt. Hier zeigt sie sich ganz offensichtlich. Die Männchen von Gryllotalpa führen während der nur wenige Minuten dauernden Vereinigung mit Hinterleibsspitze und Titillator heftige, fast rhythmische Bewegungen aus, die in Bewegungen des Weibchens einen Wiederhall finden. Und bei Locustiden mit wohl ausgebildetem Titillator kann man beobachten, wie derselbe zunächst bei der Einführung sich an der weichhäutigen Wurzel der Legeröhre reibt und so zweifellos eine Reizung des weiblichen Organismus verursacht.

In recht ausgeprägter reiner Form treffen wir aber dann noch ein letztes Mal ein Mixipodium an bei einer anderen Gruppe niederer Insekten, bei den Afterfrühlingsfliegen oder Perliden, gewöhnlich als Ordnung der Plecopteren zusammengefaßt[13]. Da kann bei manchen Formen, wie etwa Dictyopteryx, die Samenübertragung in so primitiven Formen sich vollziehen, daß unter einfachem Aufeinanderpressen der beiderseitigen Geschlechtsöffnungen eine nur ganz lose Vereinigung der beiden Geschlechter — das Männchen auf dem Rücken

des Weibchens sitzend — herbeigeführt wird. Bei anderen aber, bei Capnia oder Nemura, da treten im männlichen Geschlecht unabhängig von der Genitalöffnung besondere Umbildungen am letzten Körpersegment, dem Aftersegment, auf, welche wiederum besondere Haltevorrichtungen höchst eigenartiger Form darstellen. Als Beispiel dieser recht variablen Bildungen möge Capnia nigra herangezogen werden (Fig. 160). Da erhebt sich dorsalwärts über dem After ein langer mit zwei Seitenklappen ausgestatteter balkenförmiger Fortsatz, der gegen den Rücken seines Trägers emporgeschlagen gehalten wird, und bei der Paarung, eingeführt in die Vagina des Weibchens, die Vaginalwand zwischen sich und den männlichen Körper seines Trägers einklemmt, somit eine feste Vereinigung der Hinterenden beider Geschlechter gewährleistet. Mit der eigentlichen Geschlechtsöffnung, die hier auf einer kleinen Chitinröhre gelegen ist, hat der Fortsatz gar nichts zu tun, er steht mithin auch in keinerlei Zusammenhang mit der Samenübertragung selbst. Zuweilen, so bei einigen Arten der Gattung Nemura, hat sich sogar eine besondere sackartige Erweiterung an der vorderen Scheidenwand des Weibchens herausgebildet, dazu bestimmt, den hier sehr stark in die Breite entwickelten dorsalen Fortsatz aufzunehmen (vergl. Fig. 287).

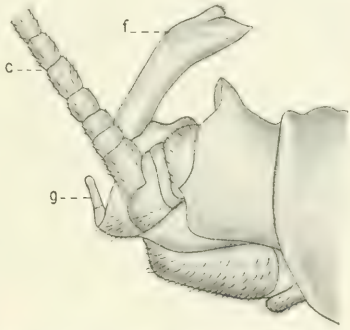


Fig. 160. Hinterleibsende einer männlichen Capnia nigra, in Seitenansicht. (Nach Klapálek[13].) c Afterfäden, f mixipodienartiger Dorsalfortsatz, g Chitinröhrchen mit männlicher Geschlechtsöffnung.

Alle diese komplizierten Hafteinrichtungen nehmen vielfach dem primitiven Modus der Samenübertragung in seinen äußeren Erscheinungen ganz das ursprüngliche einfache Gepräge, nur eine einzige Tiergruppe bietet ihn uns nochmals in seiner wirklich einfachsten Form, das sind die Vögel. Zu denen dann freilich bemerkt werden muß, daß ihre zu schildernde einfache Paarungsform hier nicht primärer Natur ist, sondern daß sie sekundär aus einer komplizierteren Form, die hoch entwickelte Begattungsorgane verwendete, herausgebildet wurde. Der Vorgang selbst verläuft in der bekannten Weise, daß das Männchen den Rücken des Weibchens besteigt, hier unter Ergreifen des weiblichen Hinterkopfes oder unter Flügelschlagen sein Gleichgewicht für einen Augenblick zu halten sucht und dabei den Akt der Samenübertragung vollzieht. Das Ganze ein Vorgang, wie er ja alltäglich beobachtet werden kann, wie er förmlich als Symbol geschlechtlicher Vereinigung so häufig auf Bildwerken der Antike

Fig. 161. Hahn und Henne im Begattungsakte, in der Darstellung einer antiken griechischen Gemme aus dem Besitz des Britischen Museums. (Nach Furtwängler[14].)

uns entgegentritt. Eines dieser Bildchen sei hier wiedergegeben (Fig. 161), deutlich läßt es alles bis ins einzelne feststellen, wie das Männchen schräg von oben her an dem beiseite gedrehten Schwanz des Weibchens vorbei das hintere Ende seines Unterleibes dem des Weibchens aufpreßt. Die Geschlechtsöffnungen der Vögel[15] führen nicht unmittelbar nach außen, sondern sie münden zunächst in den mittleren Raumabschnitt einer Kloake ein, in das sog. Urodaeum. Dieser mittlere Raumteil wird nun dadurch unmittelbar nach außen gerückt, daß sich der äußerste Kloakenraum, das Proktodaeum, bei der Paarung nach außen umstülpt, und zwar sowohl bei Männchen wie bei Weibchen. Es treten in beiden Geschlechtern zwei vorgestülpte Röhren an Stelle der einfachen Kloakenspalten, beide Röhren werden aufeinander gepreßt und das Sperma wird so ganz unmittelbar aus dem Urodaeum des Männchens in den gleichen Kloakenabschnitt des Weibchens eingespritzt, von wo die Samenfäden dann leicht den Weg zu den Eileitern finden. Der Begattungsakt dauert nur ganz kurze Zeit, kann aber rasch hintereinander mehrmals oder selbst viele Male wiederholt werden.

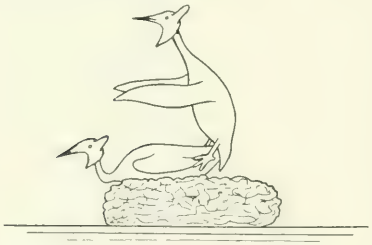


Fig. 162. Pärchen des Haubensteißfußes (Podicipes cristatus) in Paarungsstellung. (Nach Hesse[17].)

Es findet der Paarungsakt zumeist auf dem Lande, am Boden oder im Gezweig der Bäume statt, bei Wasservögeln am oder im Wasser. Bei langbeinigen Vögeln, wie Störchen, Reihern, Rallen und anderen hält sich das Weibchen während der Paarung stehend[16], sonst duckt es sich zumeist auf den Boden. Eigenartig ist die Haltung des Männchens beim Haubensteißfuß, Podicipes cristatus[17]. Der Akt selbst wurde im beobachteten Falle auf dem Neste vollzogen, das Weibchen drückte sich platt dessen Oberfläche an, das Männchen hüpfte steil aufgerichtet von hinten auf das Nest, sodann auf das Weibchen und vereinte in dieser hochgereckten Stellung sein Körperende mit dem des Weibchens für einen kurzen Augenblick, in dem es in höchster Erregung, die den Samenerguß begleitete, mit den Flügeln wagrecht nach vorn schlug (Fig. 162). Bei Organismen, die in so hochgradigem Maße dem Luftleben angepaßt sind, wäre es wohl nicht verwunderlich, wenn die Paarung bei ihnen auch in der Luft stattfinden würde. Immerhin scheint das aber nicht allzuhäufig zu geschehen. Angaben darüber finden sich in der Literatur vom Schreiseeadler (Haliaetus vocifer), wonach bei ihm beide Vögel in ihren Liebesspielen hoch aus der Luft herabstürzen und sich dabei überkollernd die Begattung nahe dem Boden vollziehen sollen[18]. Mehr oder weniger zweifelhafte Notizen über Paarungen in der Luft finden sich auch sonst zerstreut in der Literatur, zumal in der Jagdliteratur[19], ganz sicher ist eine solche bis in alle Einzelheiten hinein festgestellt wohl nur vom Mauersegler, von Cypselus apus[20]. In raschem Fluge folgen sich da die Geschlechter

in der Luft, bis das vorauseilende Weibchen seinen Flug plötzlich verlangsamt und in fast ruhenden Schwebeflug übergeht. Sofort senkt sich das nachfolgende Männchen auf den Rücken des Weibchens nieder, schiebt seinen Unterleib von der einen Seite her unter den des Weibchens, vollzieht die Samenübertragung und löst sich dann im Fluge wieder los. Das Ganze dauert nur ein paar Sekunden, wird auch hier mehrfach wiederholt. Eine ganz abweichende Paarungsstellung wird von langschwänzigen Papageien, wie Conuropsis carolinensis und Palaeornis alexandri, beschrieben[21]. Da naht das Männchen sich dem Weibchen nicht vom Rücken her, sondern es bleibt neben dem Weibchen auf einem Ast sitzen, dreht seinen Unterleib seitlich nach der Genossin hin und führt so die Vereinigung der Körper herbei.

Zur Ausbildung eines wirklichen Begattungsorganes, eines unmittelbaren Organes der Samenüberleitung, ist es in allen bisher geschilderten Fällen nicht gekommen, wofern wir nicht das Beispiel der Trichine — und ganz ähnlich verhalten sich die Gordius-Arten[22] — in diesem Sinne deuten wollen, in dem Sinne nämlich, daß hier das durch Vorstülpung des Kloakenraumes entstandene Rohr eingeführt in die weibliche Geschlechtsöffnung die Rolle eines samenüberleitenden Organes übernommen hat. Und das ist nun ein Prinzip, das bereits zur Gestaltung echter Begattungsorgane führen kann. Bei vielen Plattwürmern entsteht ein Begattungsglied durch unmittelbare Umstülpung des äußeren Samenleiterabschnittes, das ist so bei vielen Trematoden (vergl. Fig. 83, S. 98), das findet sich zum wenigsten vereinzelt bei manchen Turbellarien.

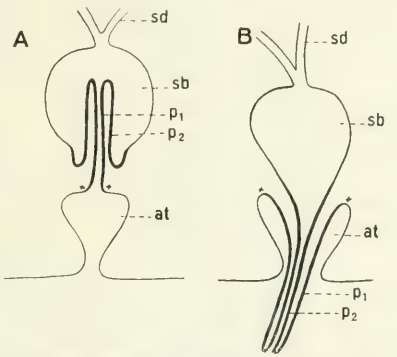


Fig. 163. Männlicher Kopulationsapparat von Monoophorum striatum: A in eingestülptem, B in ausgestülptem Zustand. (Nach Böhmig[23].) at Geschlechtsatrium, p_1 äußere Peniswand, p_2 Wand des inneren Penisrohres, sb Samenblase, sd Samenleiter.

So bei Monoophorum striatum (Fig. 163), wo an das Atrium des gesamten Genitalapparates sich ein gefaltetes Doppelrohr anschließt, dessen Wandungen durch einfache Ausrollung ein langes, weit aus dem Atrium vorragendes, von dem Ausführgang der Samenblase durchzogenes Begattungsglied, einen wirklichen Penis, herstellen, der nun eingeführt in die weiblichen Geschlechtswege innerhalb derselben den Samen abzusetzen vermag[23]. Ganz dasselbe zeigen in noch vollendeterer Form unter den Blutegeln die Kieferegel, also etwa Hirudo und Aulastomum[24]. Da schiebt sich im Ruhezustand (Fig. 164A) zwischen den vielfach geschlängelten Samenausführgang und das äußere Genitalatrium ein auf seiner Innenwand mit kleinen Höckerchen besetzter Schlauch ein. Dieser Schlauch ist ausstülpbar; die Ausstülpung erfolgt unter der pressenden Wirkung einer

peripheren Muskelhülle, sie hat eine förmliche Umkrempelung und damit die Entfaltung eines bald mehr dünn fadenförmigen, bald mehr gedrungenen Penisrohres zur Folge, das jetzt weit aus dem Geschlechtsatrium vorragt, auf seiner Außenfläche nunmehr die vorher an der Innenwand gelegenen Höckerchen trägt und in der Achse der ganzen Länge nach von dem jetzt gestreckten Samenausführ-

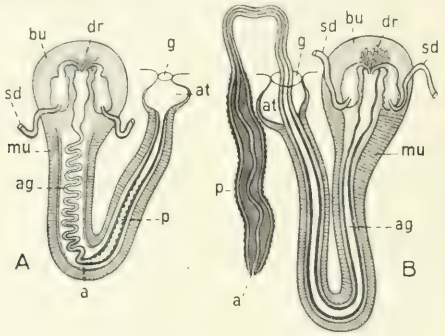


Fig. 164. Männlicher Begattungsapparat der Kieferegel: A in eingestülptem Zustand (Hirudo), B bei voller Entfaltung des Penisrohres (Aulastomum). (Nach Brandes[24].) a Spitze des Penisrohres, ag Samenausführgang, at Geschlechtsatrium, bu bulbusartige Anschwellung der Muskelhülle, dr Anhangsdrüsen, g äußerer Genitalporus, mu Muskelhülle, p Penisrohr, sd Samenleiter.

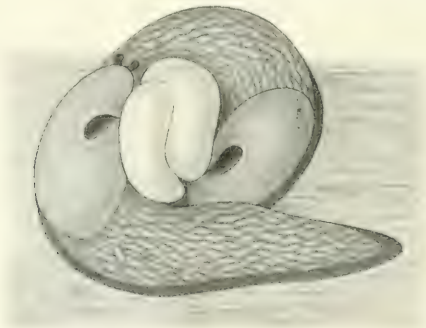


Fig. 165. Zwei Individuen von Arion empiricorum in Paarungsstellung. (Nach Lams[25] und Simroth, 1909/13[25].)

gang durchzogen ist (Fig. 164 B). Es findet eine ganz unmittelbare Einführung in die weibliche Vagina statt, Kontraktionen des peripheren Muskelmantels fördern die Ejakulation der Samenmassen.

Es gewinnen derartige Erscheinungen noch mehr an Bedeutung bei den Landschnecken. Ein Anfangsstadium bietet unser Arion empiricorum[25]. Da

münden die Geschlechtsgänge des zwittrigen Genitalapparates aus in einen mächtigen Geschlechtsvorhof, in ein Atrium (Fig. 166 B), bestehend weiblicherseits aus Ovidukt und Receptaculum seminis, männlicherseits aus dem erweiterten

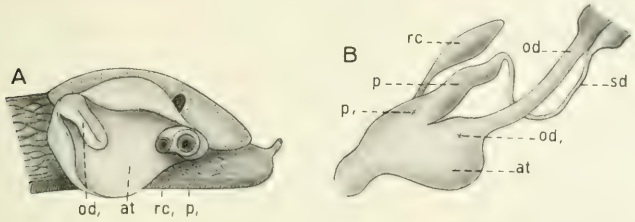


Fig. 166. Kopulationsorgane eines Arion empiricorum: A in ausgestülptem Zustand von der Berührungsfläche aus gesehen, B im Ruhezustand. (B nach Simroth, 1885[25].) at Geschlechtsatrium, od Eileiter und dessen Mündungsstelle (od_1), p Penisabschnitt und dessen Mündungsstelle (p_1), rc Receptaculum seminis und dessen Mündungsstelle (rc_1), sd Samenleiter.

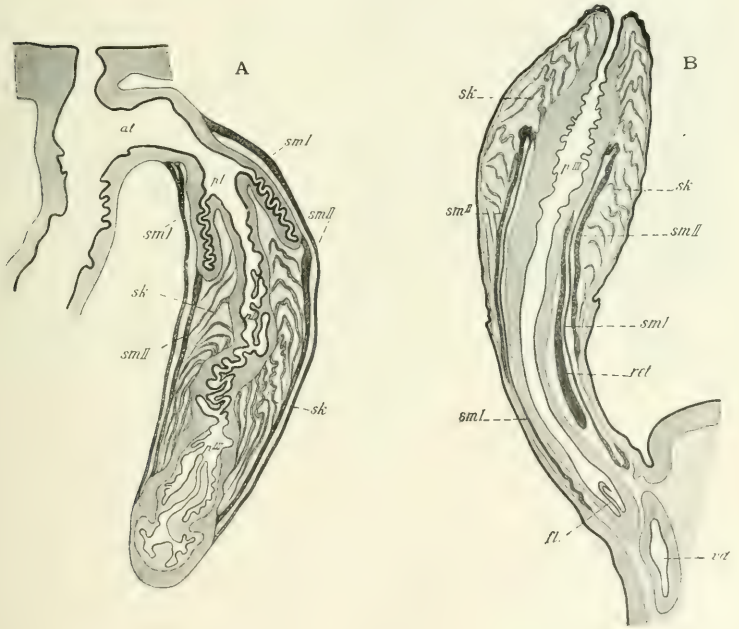


Fig. 167. Längsschnitte durch den Penis von Helix pomatia: A in eingefaltetem, B in ausgestülptem Zustand. (Nach Meisenheimer[26].) at Geschlechtsatrium, fl Flagellum, pI–III drei Faltenabschnitte des Penisrohres, ret Retraktormuskel, sk Schwellgewebe des Penis, sm I, II die beiden Muskelhüllen, vd Samenleiter.

Endabschnitt des Samenleiters. Bei der Begattung legen sich die Schnecken nach längerem Vorspiel unter kreisenden Bewegungen mit der rechten Seite ihrer Vorderkörper, auf der ja die Ausmündung des Geschlechtsatriums gelegen ist, dicht aneinander, worauf nach einer kurzen Ruhepause plötzlich und gleichzeitig die Atrien beider Schnecken als voluminöse weißliche Massen hervorquellen und sich fest aufeinanderpressen (Fig. 165). Auf diesen sich berührenden Vorhofswandungen liegt am weitesten nach hinten auf einem zungenförmigen Felde die spaltförmige Eileitermündung (Fig. 166 A), erhebt sich ganz am Vorderrande als stumpfer Peniskegel der jetzt vorgestülpte Endabschnitt des Samenleiters, grenzt unmittelbar nach hinten daran an die Mündung des Receptaculum seminis. Wie bei den meisten Zwittertieren ist die Begattung eine gegenseitige, und es trifft nun genau von beiden Seiten her die kurze konische Penispapille auf die Mündung des Receptaculums (bei entgegengesetzter Lagerung beider Tiere), beide Organe saugen sich förmlich ineinander und es erfolgt wechselseitiger Austausch der Spermatophoren. Die Paarung selbst dauert zwei Stunden und noch mehr, dann beginnen die vorgestülpten Atrien abzuschwellen, um schließlich ziemlich plötzlich in den Körper eingezogen zu werden. Nach der Trennung ragen die empfangenen Spermatophoren zunächst noch aus den Mündungen der Receptacula hervor, mit deren gänzlichem Zurückziehen werden aber dann auch die Spermatophoren sicher in ihren inneren vorläufigen Behälter gebracht.

Fig. 168. Pärchen der Weinbergschnecke im Begattungsvorspiel. Das eine Tier zeigt deutlich das teleskopartig ausgerollte Penisrohr (p). (Nach Meisenheimer[26].)

Ein eigentliches Begattungsglied ist also bei Arion empiricorum nur eben angedeutet, unvergleichlich viel mächtiger entwickelt ist es bei der Weinbergschnecke[26]. Die allgemeinen Verhältnisse ihres komplizierten zwittrigen Genitalapparates haben wir schon bei einer früheren Gelegenheit (vergl. S. 79, Fig. 66) kennen gelernt, im besonderen auch die uns hier interessierenden Endabschnitte der männlichen Organe. Das ins Innere des Körpers zurückgezogene Begattungsorgan, der Penis, stellt bei äußerlicher Betrachtung ein einfaches schlauchförmiges Rohr dar, sein Inneres offenbart ein kompliziertes System mehrfacher Falten, die durch Muskelhüllen erst zu dem äußerlich einfachen Schlauch zusammengeschlossen werden (Fig. 167 A). Indem dann wiederum zunächst das Atrium sich vorstülpt, weiter die mehrfachen Faltensysteme nacheinander sich ausrollen, ein Vorgang, wie er leicht an der geschlechtlich sich betätigenden Schnecke zu beobachten ist (Fig. 168), kommt dann schließlich ein der rechten

Kopfseite äußerlich ansitzendes voluminöses, keulenförmig aufgetriebenes Begattungsorgan zustande (Fig. 167B), ein echter Penis, der bei der Begattung

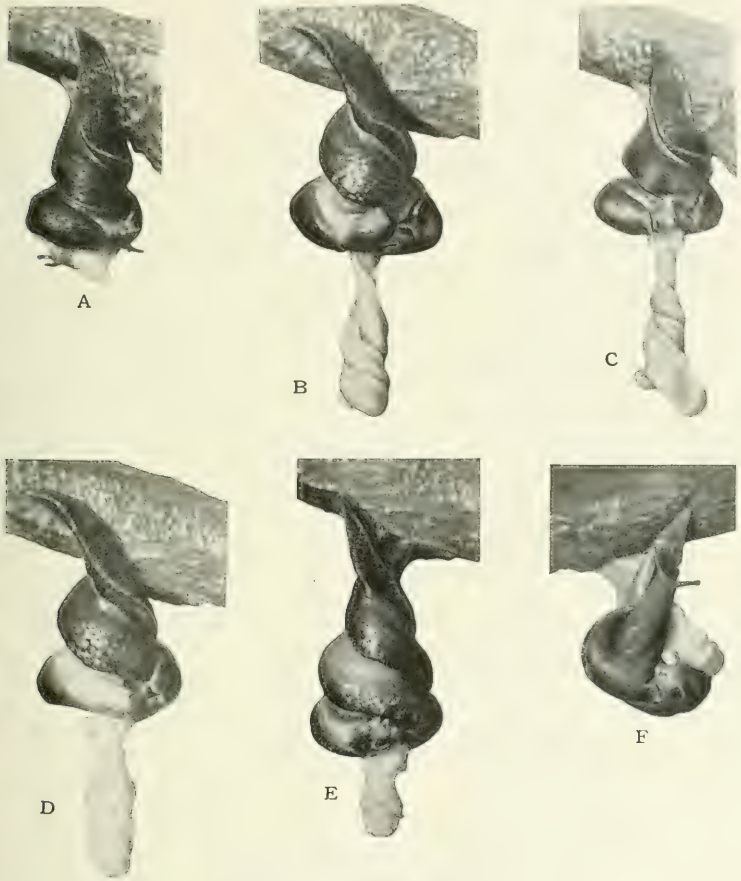


Fig. 169. Sechs aufeinanderfolgende Phasen des Begattungsvorganges von Limax maximus. (Nach Fischer[27].)

tief in die weiblichen Geschlechtsgänge eingeführt wird und in denselben eine Spermatophore absetzt (vergl. Fig. 84, S. 99).

Schließlich noch ein drittes Beispiel, den extremsten Fall solcher Bildungen, das Beispiel des Limax maximus[27]. Im Ruhezustand findet man den Penis

als einen langen gewundenen Schlauch im Inneren des Körpers gelegen; bei seiner Betätigung während der Begattung wird dieser Schlauch in seiner Gesamtheit nach außen umgestülpt und stellt dann ein dem Körper seines Trägers an Länge kaum nachstehendes Organ dar. Der Vorgang spielt sich unter sehr absonderlichen äußeren Erscheinungen ab (Fig. 169). In längerem Vorspiel suchen beide Schnecken einen zur Ausführung der Begattung geeigneten Ort, etwa die Unterseite eines Astes, auf, beginnen hier unter starker Schleimabsonderung sich zu umkreisen und schließlich ihre Körper in einer engen Spirale zu umschlingen. Ihre Vorderkörper kreuzen sich dabei derart, daß die rechten Kopfseiten einander unmittelbar gegenüber liegen, und hier, wo wiederum die Geschlechtsöffnungen sich finden, treten nun die sich vorstülpenden Penisschläuche aus, zunächst als kleine Zapfen (Fig. 169A), dann aber als lange wurstförmige, korkzieherartig gewundene und senkrecht herabhängende wirkliche Schläuche (Fig. 169B). Eine wechselseitige Einführung in die weibliche Geschlechtsöffnung des Partners erfolgt nicht, es beginnen vielmehr beide Penisschläuche sich zu umwinden und unter rotierender Bewegung in engsten Spiralen sich fest aneinander zu pressen (Fig. 169B—D). Während dieser gegenseitigen Umwindung, in der die Penisrohre sich zu platten Bändern abflachen, erfolgt der wechselseitige Austausch der Spermapakete. Es häufen sich die Spermamassen zunächst im innersten Drittel des noch eingestülpten Penisschlauches an (Fig. 170A), bei der Ausrollung, die mit dem distalen Abschnitt beginnt (Fig. 170B) und sich bis zum innersten Ende des eingestülpten Schlauches, bis dahin, wo der Samenleiter einmündet, fortsetzt (Fig. 170C), bei dieser Ausrollung wird zugleich auch das Sperma nach außen befördert und wenn der Ausrollungsprozeß vollendet ist, dann klebt die Spermamasse der Spitze des Penisschlauches außen auf, im besonderen einem eigenartigen Hautkamm, der den Penis der Länge nach überzieht und besonders an dessen Spitze mächtig entwickelt ist. Dieser Hautkamm drückt das Spermapaket einem von klebrigem Drüsensekret überzogenen Feld des Penisschlauches des Partners an, wo es

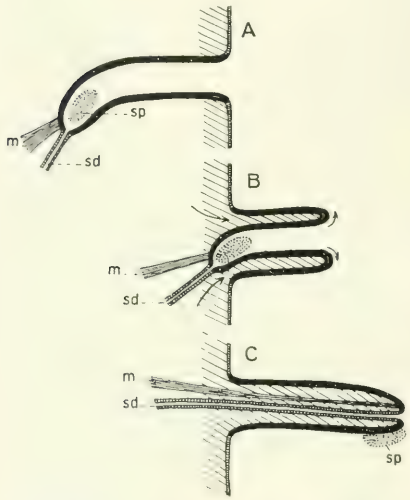


Fig. 170. Schemata zur Erläuterung dreier aufeinanderfolgender Phasen in der Ausstülpung des Penisschlauches von Limax maximus. (Nach FISCHER[27].) m Retraktormuskel, sd Samenleiter, sp Spermamasse. Die äußeren Pfeile zeigen die Richtung der Ausrollung an, die inneren die Richtung des Blutdruckes.

festgehalten wird. Das Ganze geschieht natürlich wechselseitig, da wir ja Zwitter vor uns haben, und wenn jetzt die Penisschläuche sich wieder zurückzuziehen beginnen (Fig. 169 E, F), so schleppen sie das fest an ihrer Wandung klebende, vom Partner übernommene Spermapaket mit in ihr Inneres hinein. Man findet es dann nach der Begattung, nachdem die Schnecken die Spirale ihrer Körper wieder gelöst haben und auseinander gekrochen sind (Fig. 169 F), zunächst im Lumen des Penis und späterhin im Receptaculum seminis, womit dann die Spermaübertragung in allen Phasen abgeschlossen ist.

Alle von Schnecken angeführten Beispiele haben gemeinsam, daß der Endabschnitt der männlichen Leitungswege zu einem ausrollbaren Schlauche umgestaltet ist, der in ausgestülptem Zustande von dem unverändert gebliebenen Teil des Samenleiters durchzogen wird und an seiner Spitze dessen Mündung trägt. Die Ausrollung selbst erfolgt im wesentlichen unter der Wirkung eines peripher gerichteten Druckes der Leibeshöhlenflüssigkeit, also der Hämolymphe. Das läßt sich deutlich erkennen an dem einzig und allein durch angestaute Hämolymphe so mächtig aufgetriebenen Geschlechtsatrium von Arion empiricorum, das tritt hervor an den eben ausgerollten Penisschläuchen von Limax maximus, in deren herabhängenden Enden sich die einströmende, bläulichweiß durchscheinende Hämolymphe wie in einem Sack oder Beutel aufstaut. Bei der Weinbergschnecke ist dann gar noch eine besondere Vorrichtung getroffen, um die in das Begattungsglied eingedrungene Hämolymphe festzuhalten und für die besondere äußere Gestaltung des Gliedes zu verwerten. Zunächst wenn das Begattungsglied eben ausgerollt ist, stellt es ein nach der Spitze hin sich etwas verjüngendes ziemlich schmächtiges Rohr dar, wie man es bei den zahlreichen, der eigentlichen Begattung vorausgehenden Paarungsversuchen leicht beobachten kann (Fig. 168) und wie es für die wirkliche Einführung in die weibliche Geschlechtsöffnung vortrefflich geeignet ist. Sowie aber dann die Einführung wirklich gelungen ist, schwillt das Glied mächtig an zu einem keulenförmigen Schlauch, der die Wände der engen weiblichen Geschlechtswege weit auseinander drängt, durch diesen Druck zugleich die Verankerung mit eben diesen Gängen sehr bedeutend erhöht (vergl. Fig. 84, S. 99). Die Anschwellung wird hervorgerufen durch Hämolymphe, die sich in einem besonderen System zahlreicher zwischen innerer und äußerer Peniswand ausgespannter Muskelsepten anstaut (Fig. 167), wodurch förmlich eine Art von Schwellgewebe entsteht. Wir können von einer Erektion des Begattungsgliedes reden und eine solche ist in vermindertem Maße zweifellos auch bereits mit der Ausrollung selbst verbunden, insofern der Druck der vortreibenden Flüssigkeit zugleich dem sich entwickelnden Rohr eine gewisse Starrheit verleiht und es so zur Einführung in die Vagina geeigneter macht. Zurückverlagert in das Innere des Körpers wird das entfaltete, bez. erigierte Glied nach der Spermaabgabe im allgemeinen durch einen besonderen Retraktormuskel, der vom inneren Ende des Penisschlauches zur Körperwand zieht. Nur bei der Weinbergschnecke treten dabei noch zwei besondere Muskelhüllen in Tätigkeit (Fig. 167), die aber vor allem den Abfluß der Stauflüssigkeit des Schwellgewebes zu bewerkstelligen haben.

Auch von Wirbeltieren kennen wir einen Fall, wo eine Vorstülpung des Endabschnittes der männlichen Genitalgänge ein vorragendes Begattungsglied entstehen läßt, er betrifft die Gymnophionen oder Blindwühler, die als sehr ursprünglicher Formenkreis der Amphibien gelten[28]. Die Geschlechtsgänge münden in eine Kloake, die beim Männchen viel stärker entwickelt ist als beim Weibchen und von ersterem vorgestülpt werden kann zu einem sehr voluminösen Organ (Fig. 171). Es besteht dieses aus einem von Querrunzeln überzogenen Stiel sowie einer von Papillen besetzten knopfförmigen Endauftreibung, auf der die Mündungsstelle der Samenleiter gelegen ist. Die Ausstülpung erfolgt durch die Wirkung einer derbfibrösen, von Muskelfasern durchsetzten Hüllschicht, das Zurückziehen besorgt ein großer Retraktormuskel. Über die Betätigung des Organes im einzelnen ist nichts bekannt, sicher ist nur, daß bei diesen Blindwühlern die Befruchtung der Eier eine innere ist.

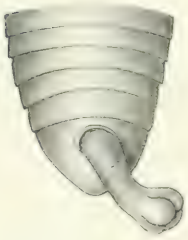


Fig. 171. Hinterende einer männlichen Coecilia lumbricoides, mit vorgestülptem Begattungsglied. (Nach WIEDERSHEIM[28].)

Unvergleichlich viel wichtiger als Ausgangspunkt überaus mannigfach gestalteter echter Begattungsorgane ist aber die Zapfen- oder Röhrenbildung, bei der ein äußerer Aufsatz der Samenleitermündung auf seiner Spitze die männliche Geschlechtsöffnung trägt. In sehr einfacher Form tritt uns das entgegen bei manchen polychäten Ringelwürmern, wie etwa bei Saccocirrus[29], wo paarweise in jedem Segment über den männlichen Geschlechtsöffnungen sich je ein konischer Fortsatz erhebt, dessen Wandung aus körnigen Drüsenzellen besteht, zudem durch zarte Cuticularstäbchen noch besonders gestützt erscheint (Fig. 172). Im Ruhezustand wird dieser Fortsatz in einer Hautfalte zurückgezogen getragen, bei seiner Betätigung wird er weit vorgestoßen und dient dazu, in eine der gleichfalls paarweise und segmental angeordneten weiblichen Geschlechtsöffnungen eingeführt, den Samen aus der Samenblase des männlichen Leitungsweges in eine Spermatheca (Receptaculum seminis) des weiblichen Geschlechtsapparates überzuführen. Da man alle Spermatheken stets gleichzeitig von Spermatozoen prall

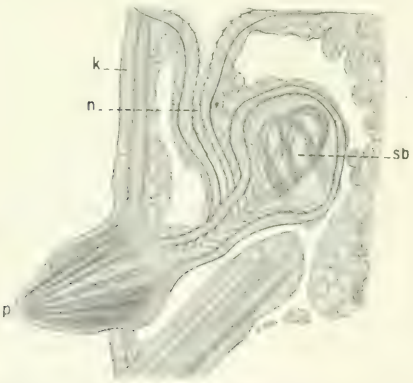


Fig. 172. Teilstück eines männlichen Genitalsegmentes von Saccocirrus papillocercus. (Nach [illegible].) k Körperwand, n Nephridialkanal, p vorgestülpter Penis, sb Samenblase.

gefüllt antrifft, so müssen bei der Paarung sämtliche Penisfortsätze des männlichen Tieres gleichzeitig in die entsprechenden weiblichen Geschlechtsöffnungen eingeführt werden, ein gewiß recht eigenartiges physiologisches Verhalten bei der großen Zahl der davon betroffenen Segmente. Es ist also unter Ausbildung eines besonderen Begattungsgliedes dieser polychäte Ringelwurm von dem zumeist üblichen Verfahren des einfachen Ausstreuens der Geschlechtsprodukte in das umgebende Wasser abgewichen und zur inneren Befruchtung übergegangen, ein Verhalten, wie es übrigens unter den Polychaeten weiterhin nur selten noch anzutreffen ist — ich nenne noch den Hesioniden Microphthalmus[30] —, wie es aber desto verbreiteter ist unter den oligochäten Würmern des Süßwassers[31]. Der distale Abschnitt des Samenleiters erweitert sich da vielfach zu einem mächtig angeschwollenen sackförmigen Atrium und dieses Atrium ent-

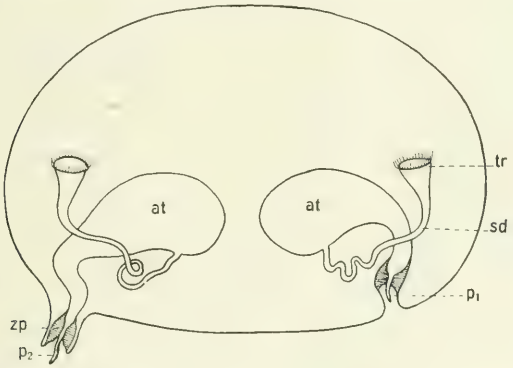


Fig. 173. Schema der männlichen Geschlechtswege von Lumbriculus variegatus. (Nach Mrázek[31].) at Atrium, p_1 Penis in eingestülptem, p_2 in ausgestülptem Zustand, sd Samenleiter, tr Samentrichter, zp Zellenpolster.

wickelt an seiner Mündungsstelle ein besonderes Kopulationsorgan in Form röhrenartiger Verlängerungen, die bald einfach zylindrisch gestaltet sind, bald in komplizierterem Aufbau sich zeigen. Bei Lumbriculus beispielsweise (Fig. 173) wird der sich verengende Halsteil des Atriums durch ein ringförmiges hohes Zellenpolster abgeschlossen, aus dessen Mitte sich die eigentliche kleine Penisröhre erhebt, die natürlich die Mündung des Atriums auf ihrer Spitze trägt. Im Ruhezustand ist das Ganze in eine Hautfalte zurückgezogen, bei der aktiven Betätigung erfolgt wiederum Vorstülpung und nun tritt ein abgesetzter stummelförmiger Kegel in die Erscheinung, aus dessen trichterartig eingesenkten Endfläche die Penisröhre vorragt. Das Zellenpolster bildet die Grundlage eines saugnapfartigen Gebildes, dasselbe wird der Mündungsstelle einer weiblichen Spermatheca fest angelegt, worauf dann die Penisröhre in die Öffnung einer solchen eintritt und den Samen überleitet. Bei Limnodrilus findet sich eine lange, am Ende

trichterartig erweiterte Penisröhre, die durch einen membranösen Deckel verschließbar ist, und was dergleichen Besonderheiten noch mehr sind. Der Vorgang der Paarung selbst ist bei Enchytraeus beobachtet worden, beide Würmer legen sich in umgekehrter Lage nebeneinander und führen wechselseitig — es handelt sich ja um Zwitter — ihre ausgestreckten Penisfortsätze in die Spermatheken des Partners ein.

Aus einer unmittelbaren Weiterbildung einfacher zapfenartiger Fortsätze sind die männlichen Kopulationsorgane der Strudelwürmer hervorgegangen. Zumeist erscheinen sie direkt in Form kürzerer oder längerer muskulöser Zapfen, die von dem männlichen Ausführgang durchbohrt sind und häufig durch eine basale bulbusartige Muskelmasse eine feste Unterlage erhalten. Im Ruhezustand liegen sie im Innern des Körpers, geborgen innerhalb eines Systems von Vorräumen, die bei der geschlechtlichen Aktivität nach außen umgestülpt werden und dann auch das Begattungsglied an die Außenfläche des Körpers verlagern. Seine Gestalt ist uns schon von früher her bekannt (vergl. Fig. 63, S. 76), wir werden auch späterhin (S. 295) in einem anderen Zusammenhang über ihr äußeres Aussehen noch weiter zu reden haben. Zugrunde liegt überall die einfache Zapfenform.

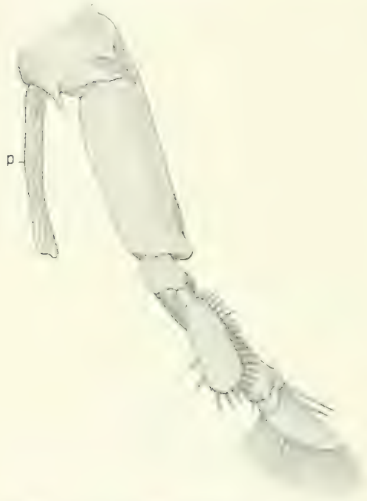


Fig. 174. Letztes Thorakalbein von Lysiosquilla eusebia, mit aufsitzendem Penisfortsatz (p). (Nach Giesbrecht[33].)

Neue selbständige Anfänge dieser Art finden wir bei den Gliedertieren. Zunächst bei höheren Krebstieren, wo ja röhrenförmige Verlängerungen im Bereiche der männlichen Genitalporen als Teile eines komplizierten Übertragungsapparates ganz allgemein auftreten (vergl. S. 159ff.), am ausgeprägtesten vielleicht bei Taschenkrebsen[32], wo derartige zylindrische oder kegelförmige Fortsätze bald weichhautig sind und dann durch eintretende Hämolymphe geschwellt werden können, bald, wie etwa bei Dromia, sich als langes steifes, fast knorpelhartes Rohr erweisen. Echte Begattungsorgane sind diese Bildungen nun freilich nicht, da sie ja in keiner Weise mit den weiblichen Geschlechtsöffnungen in Berührung geraten, sie können aber zu solchen werden, wenn das spermaübertragende Gonopodium in Wegfall kommt. Das scheint eingetreten zu sein bei den Stomatopoden[33]. Da sitzt jederseits dem Basalglied des letzten Thorakalbeines eine fast gerade, höchstens schwach gebogene Röhre von beträchtlicher Länge auf, die von dem Samenleiter durchzogen wird (Fig. 174). Es würden das wirkliche

Begattungsorgane sein, wenn sie, wie wenigstens von Squilla mantis angenommen wird, direkt in eine besondere Tasche eingeführt werden, die auf der Bauchseite gelegen in Verbindung mit den Eileitermündungen steht. Immerhin ist aber dieser Übertragungsmodus mehr erschlossen als tatsächlich beobachtet, so daß vielleicht auch hier diese Fortsätze nur Teile eines komplizierteren Gonopodiums sind, zumal die Entopoditen der vordersten Abdominalbeine in einem Sinne umgestaltet sind, der eine derartige Deutung zuläßt.

Versuchen zur Ausbildung echter Begattungsorgane begegnen wir sicher bei den Daphniden[34], wo die ursprünglichste Begattungsform in einfachem Aufeinanderpressen der beiderseitigen Geschlechtsöffnungen besteht, wo aber dann durch Verlagerung der männlichen Genitalporen auf walzen- oder schlauchförmige Erhebungen die Berührung mit der weiblichen Geschlechtsöffnung leichter und sicherer bewerkstelligt werden kann (Daphnella, Latona). Wird die weibliche Geschlechtsöffnung durch Vergrößerung der Schalenklappen und des Brutraumes unzugänglich, dann erfolgt die Entleerung des Spermas direkt in den Brutraum hinein (vergl. S. 121), und wird schließlich auch der Zugang zu diesem Brutraum verengt, so bedarf es wiederum einer Verlängerung der männlichen Genitalpapille zu einem schlauchförmigen Organ, um mit Hilfe desselben das Sperma in den Brutraum zu ergießen (Bythotrephes, Podon, Evadne).

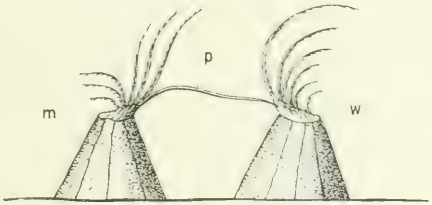


Fig. 175. Zwei Individuen von Balanus tintinnabulum im Paarungsakte. (Nach Gruvel[35].) m das als Männchen, w das als Weibchen fungierende Tier, p Begattungsglied.

Die Schwierigkeiten, die sich dem Bestreben, Zugang zur weiblichen Geschlechtsöffnung zu erlangen, entgegenstellen, haben fernerhin die langen Begattungsglieder der Cirripedien zur Ausbildung gebracht. Diese zwittrigen Krebstiere sind ja auf einer Unterlage festgewachsen, zumeist in Kolonien vereinigt, und falls nicht Selbstbefruchtung statthat, was wohl gelegentlich vorkommt, sind eben besondere Vorrichtungen nötig, um zwei Tiere miteinander in Beziehung treten zu lassen. Diese Vorrichtungen[35] bestehen in der Verlagerung der männlichen Geschlechtsöffnung auf ein langes Rohr, das sich an den Endabschnitt des Körpers anschließt und infolge einer dehnbaren Muskelscheide auf das Doppelte seiner normalen Länge ausgestreckt werden kann. Beträchtliche Entfernungen vermag dieses Organ dann zwischen zwei benachbarten Tieren zu überbrücken und sicher den Samen überzuleiten, wie man es tatsächlich bei Lepas, bei Balanus beobachtet hat (Fig. 175).

Ein zweifellos echtes Begattungsglied hat sich endlich bei einem Vertreter der parasitischen Isopoden aus der Familie der Entonosciden herausgebildet, bei Priapion[36]. Die Männchen sind viel kleiner als die Weibchen, aber ihr Begattungsglied ist überaus mächtig entwickelt. Unser Tierchen verdankt

den Dimensionen dieses Organes seinen Gattungsnamen. Es erhebt sich das Organ als eine röhrenförmige Verlängerung des Integuments von der Bauchseite des siebenten Thorakalsegmentes (Fig. 176) und ist der ganzen Länge nach von den beiden Samenleitern durchzogen, die schließlich getrennt voneinander auf zwei kurzen Endästen ausmünden, in welche das ganze Begattungsglied ausläuft.

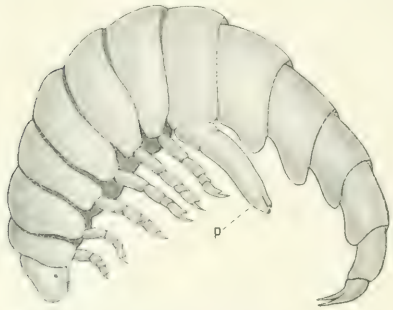


Fig. 176. Männchen von Priapion fraissei. (Nach Giard et Bonnier[36].) p Penis.

Zapfenförmige chitinöse Erhebungen in der Umgebung der männlichen Geschlechtsöffnung haben aber dann in weit allgemeinerer Verbreitung zur Ausbildung echter Kopulationsglieder geführt bei gewissen Gruppen der Spinnentiere. So zunächst in einfacherer Form bei den Milben[37]. Da erhebt sich vielfach die Umgebung der männlichen Geschlechtsöffnung zu einem spitzen kegelförmigen Chitinzapfen, der bei der Paarung unmittelbar in einen besonders ausgebildeten weiblichen Begattungsgang eingeführt wird. Das Männchen naht sich dem Weibchen von hinten in abgewendeter Stellung, klammert sich mit seinen Hinterbeinen an den Seitenteilen des weiblichen Körperendes fest, legt die Unterfläche seines Hinterleibes, die vielfach mit Saugnäpfen ausgerüstet ist, von oben her der Rückenfläche des weiblichen Hinterleibes fest auf und führt alsdann, derart fixiert, sein in eine Scheide zurückziehbares chitinöses Penisrohr in die hinter dem After gelegene Öffnung des eben erwähnten weiblichen Begattungsganges ein. Während der Paarung sind somit beide Tiere mit ihren Köpfen in entgegengesetzter Richtung orientiert, wie

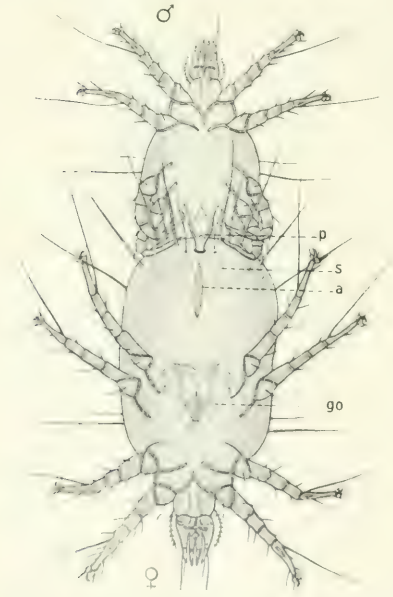


Fig. 177. Pärchen der Käsemilbe in Paarungsstellung, von der Ventralseite. (Nach Gudden[37].) a weibliche Afterspalte, go weibliche Geschlechtsöffnung, p in den weiblichen Begattungsgang eingesenktes Penisrohr, s Saugnapf.

es Fig. 177 in einer Ventralansicht von der Käsemilbe zeigt, Fig. 178 von einer anderen Milbe in der Seitenlage. Die Gestalt des chitinösen Penisrohres kann im einzelnen ziemlich verschiedenartig sein, bald kurz gedrungen, bald kegelförmig zugespitzt, bald lang degenförmig ausgezogen, wie beispielsweise bei Sarcoptiden, und bald gar dünn geißelförmig, wie bei einzelnen Federmilben, wo es den Körper seines Trägers an Länge um ein Vielfaches übertrifft und daher in der Ruhe in mehrere Windungen aufgerollt erscheint. In den letzteren Fällen hat das Penisrohr noch eine besondere Aufgabe zu erfüllen, insofern der Zugang zu dem Begattungsweg, der schließlich in eine Bursa copulatrix führt, hier durch eine Chitinmembran zunächst verschlossen ist und erst von

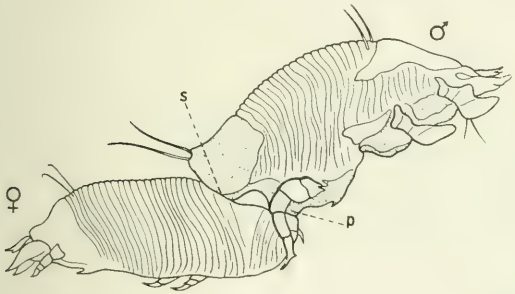


Fig. 178. Pärchen von Labidocarpus rollinati in Paarungsstellung, von der Seite gesehen. (Nach Berlese[37].) p Ansatzstelle des Penis, s Lage der männlichen Saugnäpfe.

der Spitze des chitinösen Penisrohres aufgebohrt werden muß, insoweit häufig ferner, und das gilt ganz besonders für die erwähnten Federmilben, die Bursa copulatrix selbst tief im Inneren des weiblichen Körpers liegt und so nur durch eine lange und dünne Chitinröhre erreichbar ist.

Eine ganz außerordentlich viel kompliziertere Ausgestaltung hat eine derartige chitinöse Penisröhre erfahren bei einer zweiten Gruppe von Spinnentieren, bei den Phalangiden[38]. Die äußere Geschlechtsöffnung liegt bei beiden Geschlechtern auf der Ventralseite, an der Grenze von Cephalothorax und Abdomen. Sie trägt im weiblichen Geschlecht eine Legeröhre, im männ-

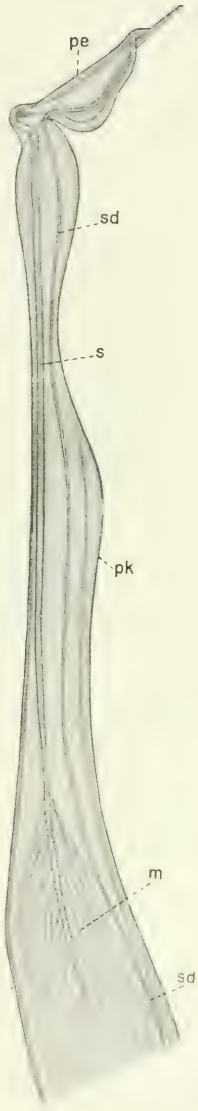


Fig. 179. Penisröhre von Phalangium cornutum. (Nach de Graaf[38].) m Muskel, pe Penisendstück, pk Peniskörper, s Chitinsehne, sd Samenleiter.

lichen ein Begattungsglied. Und des letzteren eigentlicher Körper (Fig. 179) wird nun gebildet durch eine lange, aus festem Chitin bestehende, an der Basis verbreiterte und distalwärts mehrfach an- und abschwellende Röhre, deren Ende ein abgeplattetes, dreiseitiges, in einen feinen Fortsatz auslaufendes Spitzenstück aufsitzt. Ein Winkelgelenk verbindet dieses Spitzenstück beweglich mit der eigentlichen Penisröhre, ein besonderer, zweizeilig gefiederter, in dem verbreiterten Basalteil gelegener Muskel dient zu seiner Bewegung, durch eine lange, den ganzen Penisstab durchziehende Sehne gewinnt er Anschluß an das Spitzenstück. Im Ruhezustand ist dieses gegen den Peniskörper eingeschlagen, unter der Wirkung des beschriebenen Muskels kann es aufgerichtet werden. Durchzogen wird der Penisstab ferner seiner ganzen Länge nach von dem engen Rohr des Samenleiters, der schließlich auf dem äußersten Ende des Spitzenstückes ausmündet. Im untätigen Zustand ist das gesamte Begattungsglied völlig in den Körper eingezogen, es ruht dann hier in einer gleichfalls chitinösen Röhre, die aus einer

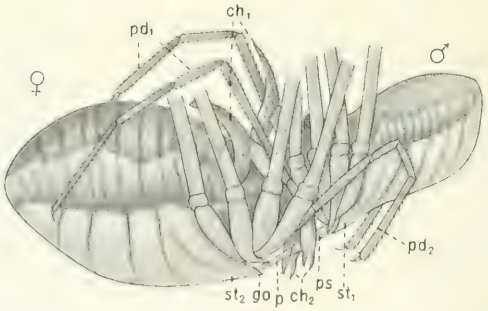


Fig. 180. Pärchen von Phalangium cornutum in Paarungsstellung. Die langen Gangbeine sind nur in ihren basalen Teilen dargestellt. (Nach DE GRAAF[38].) $ch_{1,2}$ männliche und weibliche Cheliceren, go weibliche Geschlechtsöffnung, p Penisröhre, $pd_{1,2}$ männliche und weibliche Pedipalpen, ps vorgestülpte Penisscheide, $st_{1,2}$ männliche und weibliche Sternalplatte.

Einsenkung der männlichen Geschlechtsöffnung hervorgegangen ist. Bei der Betätigung wird diese Scheide völlig ausgestülpt, sie bildet nun den wirklichen basalen Abschnitt des Begattungsorganes und läßt dasselbe so zu einem überaus langen Stabe sich entwickeln, übertrifft sie selbst doch noch an Länge das ihr aufsitzende Penisrohr (Fig. 180). Die Vorstülpung ist ein förmliches Vorschnellen, das im wesentlichen unter der Wirkung eines auf die Körpersäfte durch die Rumpfmuskulatur ausgeübten Druckes erfolgt, beim Zurückziehen treten besondere Retraktoren in Tätigkeit, die der Scheidenbasis ansitzen. Der Samenleiter, welcher ja den Penis der ganzen Länge nach durchzieht, ist nur dadurch imstande, dieser plötzlichen Streckung zu folgen, daß er an der Basis des Begattungsgliedes in vielfache, sich alsdann auflösende Knäuel gelegt ist. Das alles gilt im wesentlichen zunächst für Phalangium, von ihm kennen wir auch des genaueren die Vorgänge während der Paarung selbst. Nach einem Vorspiel

von seiten des Männchens, bestehend aus einem Betasten des umworbenen Weibchens und lebhaften Klopfbewegungen der Beine, drängt sich das Männchen von vorn her zwischen die Vorderbeine des Weibchens ein, so daß beide Tiere sich nun Kopf an Kopf gegenüberstehen (Fig. 180), ihre Körper durch die langen Beine schwebend hoch vom Boden abgehoben. Und nun schnellt die Penisröhre des Männchens vor und dringt in die weibliche Geschlechtsöffnung ein, wobei die Haltung der weiblichen Cheliceren eine Art Führung für den zwischen ihnen hindurchgleitenden Penis abgibt. Unter mehrmaligem Hin- und Herstoßen des Begattungsgliedes und unter leichtem Erzittern des ganzen männlichen Körpers ergießt sich dann der Samen, ausgetrieben durch den Druck eines im Verlaufe des Samenleiters eingeschalteten muskulösen propulsatorischen Apparates, in den Anfangsteil der Legeröhre, wo besondere Receptacula seminis zu seiner Aufnahme bereit sind. Der Vorgang selbst dauert nur kurze Zeit, wird aber häufig wiederholt.

Die außerordentliche Länge des Begattungsgliedes wird vollauf verständlich durch die eigenartige Paarungsstellung, die zwischen beiden Geschlechtsöffnungen einen so weiten Abstand läßt. Wir finden ein solches lang ausgezogenes Begattungsorgan fast überall in dieser ganzen Ordnung der Spinnentiere, nur die besondere Unterordnung der Cyphophthalmi mit kurzem Penis macht eine Ausnahme[39]. Im besonderen zeigt dann die Ausgestaltung der einzelnen Teile bei der Gesamtheit der Phalangiden eine ziemliche Mannigfaltigkeit, namentlich hinsichtlich der Form des Spitzenstückes.

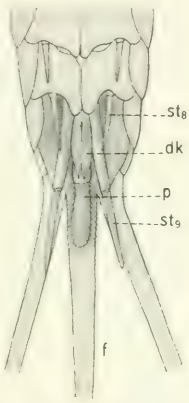


Fig. 181. Abdominalende einer männlichen Machilis maritima, von der Bauchseite. (Nach Oudemans[41].) dk Deckklappen des Penisrohres, f die drei Schwanzfaden, p Penis, $st_{8,9}$ zapfenförmige Anhänge (sog. Styli) des achten und neunten Abdominalsegmentes.

Auch für die echten Begattungsorgane der tracheaten Arthropoden ist eine einfache Chitinröhre der Ausgangspunkt. Bei den chilopoden Tausendfüßlern[40] scheint ziemlich allgemein ein kleiner vorstülpbarer Penis als kurzer Aufsatz des Samenleiterausganges vorhanden zu sein, Ansätzen zur Ausbildung echter Begattungsorgane begegnen wir aber dann vor allem bei den niederen Insekten. Bei den flügellosen Thysanuren[41] stellt der Penis vielfach nichts anderes dar als eine einfache papillenartige Erhebung der Geschlechtsmündung, es wird aber daraus schon bei einzelnen Formen wie Machilis ein wirkliches zweigliedriges Rohr von zylindrischer, gegen die Spitze hin kolbig erweiterter Gestalt (Fig. 181). Die oben besprochenen Locustiden konnten die Genitalmündung in Form eines zylindrisch gestalteten Wulstes vorstülpen, der mit der weiblichen Geschlechtsöffnung zum Absetzen der Spermatophore in Berührung trat, niemals freilich wirklich in dieselbe eindrang. Die Phasmiden entwickeln dann als echten Penis einen einfachen häutigen Schlauch, und dieser wird bei Mantiden, Acridiiden, Blattiden durch das Hinzutreten chitinöser Platten und Dornen verstärkt und

kompliziert[42]. Die Begattungsstellung ist dann auch bei allen diesen Orthopteren eine ganz andere[43] als bei den Grillen und Locustiden (vergl. oben S. 178ff.). Das Männchen sitzt hier stets oben und wird von dem Weibchen getragen, es biegt seine Hinterleibsspitze weit nach unten, um die Vereinigung, die also hier in einer wirklichen Einführung des Penisschlauches besteht, bewerkstelligen zu

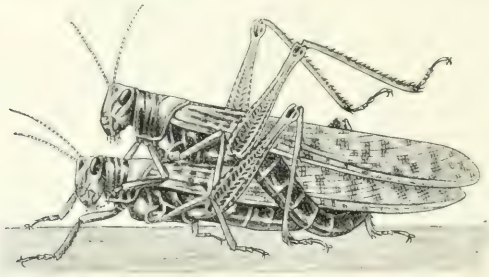


Fig. 182. Pärchen der Wanderheuschrecke (Schistocerca peregrina) in Paarungsstellung. Oben das Männchen, unten das Weibchen. (Nach Künckel d'Herculais[43].)

können (Fig. 182). Beziehungen zwischen beiden Gruppen von Orthopteren bestehen aber trotzdem, dafür legt unter anderem Zeugnis ab, daß bei den Acridiern neben einem oft durch Länge und Form besonders ausgezeichneten Penis auch ein Titillator in hoher Ausbildung auftritt, also das spezifische Mixipodium der penislosen Locustiden. Es wären in diesem Zusammenhange anzuführen die Ohrwürmer (Forficuliden)[44], auch bei ihnen ist ein vorstreckbarer ziemlich umfangreicher Penis bereits entwickelt. Bei der Paarung bilden beide Geschlechter eine grade oder gebogene Linie mit abgewendeten Köpfen (Fig. 183), nehmen also eine Stellung ein, wie wir sie bei höheren Insekten in weiter Verbreitung antreffen. Es sind ferner bei den Eintagsfliegen (Ephemeriden) einfache zylindrische Fortsätze als Begattungsglieder angelegt[45], es findet sich schließlich eine kurz kegelförmige, von weichem Chitin überzogene Röhre als Kopulationsorgan bei den Termiten[46]. Die Kürze des Penis läßt bei den letzteren eine nur wenig intime Vereinigung der Geschlechter zu, hat man doch sogar behauptet, daß überhaupt eine solche hier nicht statt zu haben brauche und ein einfaches Übergießen der austretenden Eier mit Samenflüssigkeit erfolge (vergl. S. 121). Tritt wirkliche Paarung ein, so pressen die Tiere in abgewendeter Körperhaltung ihre Hinterenden für einige Minuten fest aneinander.

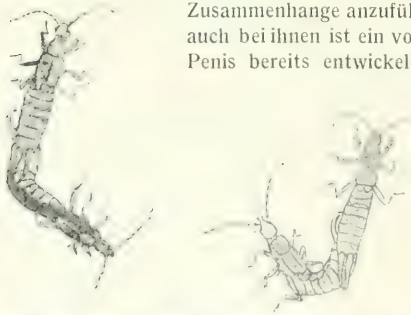


Fig. 183. Paarungsstellungen des Ohrwurms (Forficula auricularia). (Nach Paehler[44].)

Bei den übrigen Insekten gelangen dann alle diese Anfänge zu einer sehr viel höheren Ausgestaltung. Da sind mannigfach miteinander kombiniert röhrenartige, dann zumeist stark chitinisierte Fortsatzbildungen mit ausstülpbaren Teilen der peripheren Geschlechtsgänge, im nächsten Kapitel wird von ihnen allen ausführlich gesprochen werden.

Zunächst haben wir nochmals Anfänge zu behandeln, die wieder in einer anderen Tierklasse auf ganz andersartiger morphologischer Grundlage sich herausdifferenziert haben, bei den Gastropoden oder Schnecken. Die eigentlichen Anfangsstufen zeigen uns die marinen Prosobranchier[47]. In variabelstem Verhältnis der Größe und Form erhebt sich da an der rechten Körperseite unmittelbar hinter dem rechten Kopffühler ein fleischiger Zapfen, der morphologisch als eine Bildung des Fußes aufgefaßt werden muß und wie dieser aus einem binde-

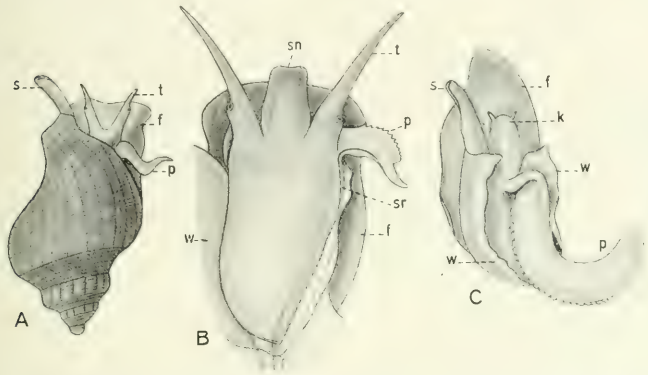


Fig. 184. Männliche Kopulationsorgane verschiedener Prosobranchier: A von Purpura cassidiformis, B von Littorina littoralis, C von Terebra maculata. In B und C sind Schale und Eingeweidesack entfernt, ist die Mantelhöhle aufgeschnitten und zurückgeschlagen. (Nach Souleyet[48].) f Fuß, k Kopfabschnitt, p Penis, s Atemröhre, sn Schnauze, sr Samenrinne, t Tentakel, w zurückgeschlagene Wand der Mantelhöhle.

gewebig-muskulösen Gewebe sich aufbaut. Die Geschlechtsöffnung liegt weit davon entfernt am Ausgang der Mantelhöhle, die Beziehungen werden hergestellt durch eine Flimmerrinne, welche von der Geschlechtsöffnung längs der rechten Körperseite nach vorn zieht, sich auf den genannten Zapfen überschlägt und bis zu dessen Spitze verläuft (Fig. 184B). Auf diese Weise wird der Zapfen zum wirklichen Endabschnitt des männlichen Geschlechtsweges, der infolge seiner freien Lage in besonderem Maße dazu geeignet erscheint, bis zu der gleichfalls in der Mantelhöhle gelegenen weiblichen Geschlechtsöffnung vorzudringen und sich einschiebend in die weibliche Vagina darein den Samen zu entleeren. Der Fortsatz ist ein echter Penis, er stellt eine wirkliche Verlängerung der männlichen Geschlechtswege dar, und zeigt diesen Charakter noch ausgeprägter dann, wenn die rechtsseitige Samenrinne sich zu einem Rohr schließt und dieses Rohr nun

als eine unmittelbare Fortsetzung des primären Geschlechtsganges bis zum Peniszapfen hinzieht, an der Basis in denselben eintritt und ihn bis zur Spitze durchläuft. Auf dieser Spitze liegt jetzt die eigentliche Geschlechtsöffnung, getragen von einem weit vorragenden Penisorgan (Fig. 184A). Hinsichtlich der Größe zeigt das Organ alle Übergänge von einer einfachen papillenartigen Vorwölbung bis zu einem so voluminösen Gebilde, daß es den Körper seines Trägers an Länge übertreffen kann (Fig. 184C). Das ist im einzelnen außerordentlich variabel, ganz nahe verwandte Formen, ja Angehörige derselben Gattung können sich da grundverschieden verhalten. Struthiolaria nodulosa weist einen nur minimalen Penisfortsatz auf, bei Struthiolaria crenulata ist er länger als der ganze Körper. Ebenso variabel ist die Form. Die oberflächliche Samenrinne ist bald erhalten, bald zu einem inneren Samengang geschlossen, auch das wechselnd innerhalb nahe verwandter Formenkreise. Die äußeren Umrißlinien zeigen den Penis als zipfelförmiges, fadenförmiges, sichelartig gekrümmtes Gebilde, als fleischigen platten oder rundlichen Balken, ausgestattet mit scharfen Zähnchen (Fig. 184B), mit rundlichen Höckern (Fig. 184C) oder sonstigen Auswüchsen mannigfacher Art. Trotz aller Verschiedenheiten im einzelnen bleibt das Organ aber ein einheitliches morphologisches Gebilde, dessen physiologische Leistungen gleichfalls überall in gleicher Weise sich vollziehen. Es vermittelt den Kontakt der männlichen und weiblichen Geschlechtsöffnungen, die ja im Bereiche der Mantelhöhle gelegen ohne eine solche verbindende Brücke kaum je zusammengebracht werden könnten. Bei der Paarung steigt das Männchen auf die Schale des Weibchens und senkt, bei parallel gerichteten Schalen, von oben her sein Begattungsglied in die Mantelhöhle des Weibchens ein, um dessen Geschlechtsöffnung aufzusuchen. Dabei erfährt im großen und ganzen das Organ im Zustand seiner Betätigung nur geringe Veränderungen gegenüber seinem Ruhezustand. Es wird in der Ruhe weder in Faltungen des Körpers zurückgelegt, noch zeigt es dabei etwa eine Abschwellung seiner Größe, höchstens daß es dann, wenn seine Größe den Bewegungen des Tieres gar zu hinderlich zu werden droht, in der Ruhe in die Mantelhöhle zurückgelegt getragen wird.

Die normale Lage des Penisorgans ist die beschriebene im Bereiche der vorderen rechten Körperseite. Doch können auch Abweichungen von dieser Lage auftreten. Es erscheint der Penis nach hinten verschoben bei den dem Landleben angepaßten Ampullarien, wo er als fleischiger Lappen am Mantel über dem After gelegen ist, er erscheint nach vorn verschoben bei einer Anzahl von Rhipidoglossen, bei Nerita, Addissonia, Cocculina, wo er dann als ein vom männlichen Ausführgang durchbohrter gekrümmter Fortsatz unmittelbar von der Basis des rechten Fühlers entspringen kann[49] (Fig. 185A). Und das führt zu dem eigenartigen Verhalten der Paludina vivipara[50], bei welcher das ganze Begattungsorgan direkt auf den rechten Fühler verlagert ist (Fig. 185B, C). Der Samenleiter erweitert sich zunächst in seinem vorderen Abschnitt zu einer unter der Haut der Rückenfläche gelegenen Samenblase, wendet sich alsdann unter starker Verengung nach rechts, tritt in den rechten Fühler direkt ein und endet schließlich auf einer frei hervorragenden Spitze, die in eine taschenartige Einsenkung

des Tentakelendes zurückgeschlagen werden kann. Wieder haben wir, ganz wie bei den Gonopodien, die Erscheinung vor uns, daß ein ursprünglich zu ganz anderen Leistungen bestimmter Körperanhang — jetzt ein als Sinnesorgan funktionierender Tentakel — in den Dienst der Samenübertragung tritt. Nur daß es sich hier um die Verschmelzung eines ursprünglich durchaus selbständigen wirklichen Begattungsorganes mit diesem Tentakel handelt, es mag die freie Endspitze wohl jenem noch entsprechen. Verständlich erscheint es, daß nun, wo der Tentakel Träger des Kopulationsorganes geworden ist, daß nun dessen Innervierung vom Cerebralganglion aus erfolgt, während sonst der Penis als eine Bildung der rechten Fußseite ganz allgemein seine Nerven vom rechten Pedalganglion erhält. Doch gibt es von dieser Regel auch noch sonstige Ausnahmen[51]. Der als Anhängsel der rechten Mantelfalte auftretende Penis von Ampullaria wird vom rechten Pallialnerven aus innerviert, der Penis der Cyclostomiden, der von der Rückenseite entspringt, empfängt seine Nerven vom Subintestinalganglion. Es wäre danach wohl denkbar, daß diese Bildungen nicht durchgängig einander homolog wären.

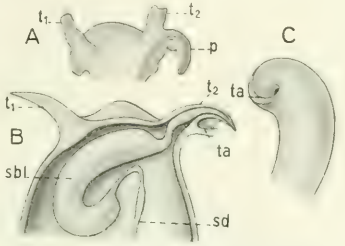


Fig. 185. A Kopf von Cocculina spinigera, von oben gesehen; B Vorderkörper von Paludina vivipara, von oben gesehen und eröffnet; C rechter Fühler von Paludina vivipara. (A nach Dall[19], B und C nach Baudelot[50].) p Penis, sbl Samenblase, sd Samenleiter, t_1 linker, t_2 rechter Tentakel, ta taschenförmige Einsenkung der Fühlerspitze.

Dem typischen Begattungsorgan der Prosobranchier entsprechen aber ganz sicher wieder die Penisbildungen der meisten Opisthobranchier, mariner Schnecken, deren gesamte Organisation ja aus derjenigen der Prosobranchier herzuleiten ist[52]. Auch da findet sich auf der rechten Körperseite ein voluminöses fleischiges Gebilde (Fig. 186) von wechselnder Gestalt, lappenförmig, zylindrisch, lang ausgezogen prismatisch oder spindelförmig, im Querschnitt rundlich oder kantig. Ein äußerlich stärker hervortretender Unterschied gegenüber den Prosobranchiern besteht darin, daß der Penis nur selten als ständig frei vorragender Körperanhang sich darbietet — bei Actaeon ist das der Fall —, daß er vielmehr zumeist bei voller Ruhe in eine tiefe Hauteinsenkung, in eine Penistasche zurückziehbar ist, aus der er bei seiner Betätigung unter beträchtlicher erektionsartiger Schwellung, unter Füllung seiner inneren Gewebsräume mit Haemolymphe hervortritt, dabei die Wand der Penistasche mehr oder weniger weit mit vorstülpend. Ist der eigentliche Peniszapfen dann ein verhältnismäßig kurzes Gebilde, so kann die umgestülpte Penistasche nicht wenig zur Verlängerung des ganzen Begattungsgliedes beitragen, so ist es ziemlich allgemein bei den Pleurobranchiden. Und schließlich kann der Peniszapfen ganz zurücktreten, eine Umstülpung des ausführenden Endabschnittes der männlichen Genitalwege liefert allein das Begattungsglied, womit dann, wenn auch zumeist wohl in einfacherer

Form, ein Gestaltungstypus in die Erscheinung tritt, wie wir ihn als Beispiel von der Weinbergschnecke kennen lernten und wie er sich hier findet bei einer ganzen Reihe von Nudibranchiern, bei Doriopsis, Doriopsilla, Aegirus, Euplocamus und anderen. Zumeist durchzieht der Samenleiter als geschlossenes Rohr den Penis, doch können auch hier noch oberflächlich verlaufende Samenrinnen vorhanden sein, beispielsweise bei den Bulliden.

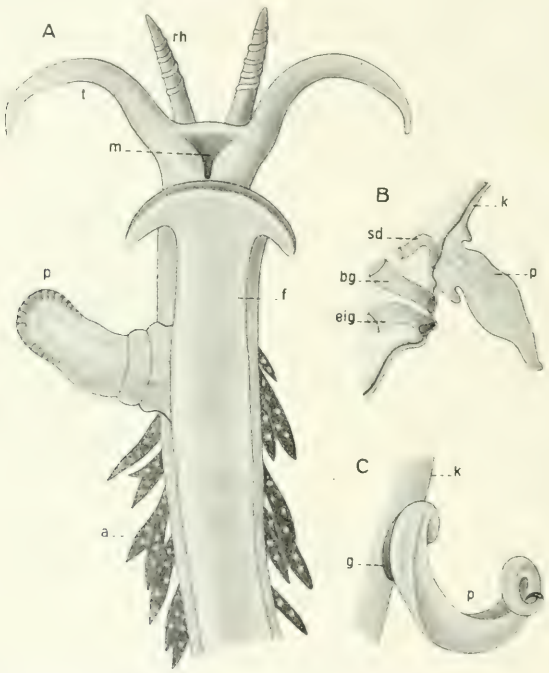


Fig. 186. Männliche Kopulationsorgane verschiedener Opisthobranchier, in erigiertem Zustande: A vorderer Körperabschnitt von Acanthopsole rubrovittata, von der Bauchseite gesehen; B vorgestülptes Begattungsorgan von Berthella edwardsi: C desgleichen von Glaucus forsteri. (A nach Trinchese[52], B nach Vayssière, 1898[52], C nach Souleyet[48].) a Rückenanhänge, bg Begattungsgang, eig Eierlegegang, f Fuß, g Geschlechtsöffnung, k Körperwand, m Mundöffnung, p Penis, rh Rhinophor, sd Samenleiter, t Tentakel.

Von den äußeren Erscheinungen der Paarung bei den Opisthobranchiern[53] sind bereits bei einer früheren Gelegenheit (vergl. Fig. 80, S. 96) einige bildliche Darstellungen gegeben worden, sie sind mannigfach genug, im einzelnen aber wohl nirgends so genau analysiert, daß wir aus den vorliegenden Beobachtungen noch wesentlich neues lernen könnten.

Anfänge zur Ausbildung echter Begattungsorgane finden sich endlich noch bei einzelnen Knochenfischen. Wir hatten früher gesehen, wie da einfache Berührung der Genitalporen schon zu einer inneren Befruchtung führen konnte (vergl. S. 169), wie eine solche dann in weit höherem Maße gesichert wurde durch Anwendung von Gonopodien (vergl. S. 164ff.), jetzt müssen wir noch hinzufügen,

Fig. 187. Männchen von Clinus. (Nach Rauther[55].)

daß eine solche innere Befruchtung bei Knochenfischen auch vollzogen werden kann unter Vermittelung echter äußerer Begattungsorgane. Das ist anzunehmen für den viviparen Tiefseefisch Saccogaster maculata, bei dem die Embryonen sich im Ovarium entwickeln und bei dem im männlichen Geschlecht aus einer

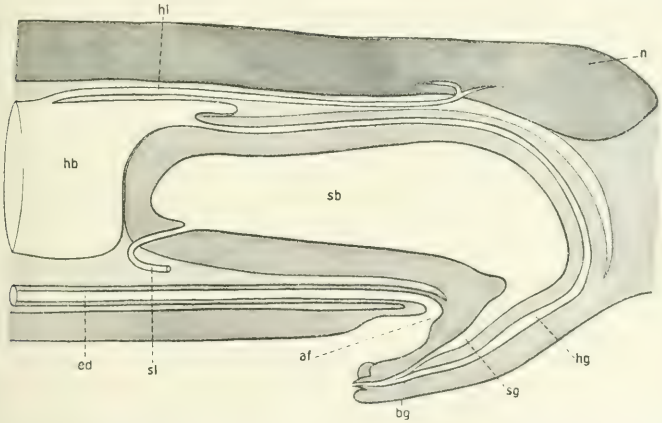


Fig. 188. Schematischer Längsschnitt durch das Begattungsorgan von Clinus. (Nach Rauther[55].) af Afteröffnung, bg Begattungsglied, ed Enddarm, hb Harnblase, hg deren Ausführgang, hl Harnleiter, n Niere, sb Samenblase, sg deren Ausführgang, sl Samenleiter.

tiefen postanalen Grube eine umfangreiche zweilappige Papille als Träger der Geschlechtsöffnung hervorragt[54]. Das ist weiter verwirklicht bei der gleichfalls viviparen Gattung Clinus aus der Familie der Blenniiden[55]. Da trägt das Männchen (Fig. 187) auf seiner Bauchseite eine lang zylindrische, nach vorn gegen die

Bauchwand umgeschlagene und so die Afteröffnung überdeckende Urogenitalpapille. Dieselbe wird im Inneren durchzogen von dem Harnblasenausführgang sowie von dem Samenausführgang, der aus einer mächtigen, von Sperma erfüllten Samenblase hervorgeht. Beide Gänge münden gemeinsam auf einem kleinen Zapfen aus, der seinerseits in einer grubenförmigen Einsenkung der Papillenspitze gelegen ist (Fig. 188). Es wird bei der Begattung wahrscheinlich allein dieser Endzapfen in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt, der übrige Teil des Begattungsgliedes dient als Schaft nur zur Führung dieser Spitze, er erhält durch stark entwickeltes fibröses Gewebe, durch sehnige Scheiden und Längsstränge eine besondere Festigkeit, durch muskulöse Ring- und Längsfasersysteme eine besondere Beweglichkeit. Morphologisch bestehen übrigens vielleicht Beziehungen zu den Gonopodien der Cyprinodontiden, falls nämlich paarige Sehnenlängsstränge, welche die ganze Papille durchziehen, einem postanalen Flossenstrahl gleichzusetzen wären, wie man vermutet hat.

9. Kapitel

Die echten Begattungsorgane

II. Die komplizierteren Zustände

Herausbildung des besonderen Penistypus der Insekten bei den Käfern, seine morphologische Ausgestaltung und seine physiologischen Betätigungsformen hierselbst. Weitere Beispiele in den Organen der Schmetterlinge, der Hautflügler, der Blasenfüßer. Die äußeren Erscheinungen der Paarung bei den Insekten. — Die echten Kopulationsorgane der Wirbeltiere, zwei Typen derselben. Die Penisbildungen der Eidechsen und Schlangen, deren Fortführung bei den Vögeln. Die Penisbildungen der Krokodile und Schildkröten, deren Fortführung bei den Säugetieren. Begattungsglied des Menschen. Übersicht der äußeren Formverhältnisse des Penis der Säuger. Aufbau der Schwellkörper, Penisknochen. Morphologische und topographische Beziehungen des männlichen Begattungsgliedes zum Gesamtkörper. Präputium. Penismuskulatur. Paarungsstellungen der Säugetiere, des Menschen.

Höhe der Organisationsstufe und kompliziertere Zustände echter Begattungsorgane gehen unmittelbar nebeneinander her. Nur zwei Gruppen von Tieren fallen noch in den Bereich der Betrachtungen dieses Kapitels, die höheren Insekten als Endzweige des Gliedertierstammes, die Sauropsiden (Reptilien, Vögel) und Säugetiere als höchststehende Wirbeltiere. Die grundlegenden Anfänge der Ausgestaltung ihrer Begattungsorgane haben wir im vorhergehenden Kapitel kennen gelernt, die höheren Folgezustände stehen jetzt zur Analyse.

Die Herausdifferenzierung eines höheren Typus echter Begattungsorgane läßt sich unter den Insekten wohl nirgends klarer verfolgen als bei den Käfern. Wenn wir da die besonderen Verhältnisse der Samenübertragung bei einem unserer Wasserkäfer, bei Dytiscus marginalis, betrachten[1], so finden wir da eine unmittelbare Weiterführung der Zustände, wie sie uns bei den Grillen etwa entgegentraten. Die Übertragung selbst erfolgt auch hier unter Vermittelung einer Spermatophore, das heißt also eines von Sekretmassen umschlossenen Spermapakets; das besondere Neue ist, daß jetzt ein komplizierterer Samenüberträger in Form eines echten Begattungsorganes, eines Penis, in Wirksamkeit tritt. Es schließt dasselbe ganz unmittelbar an die Mündung des Samenleiters als dessen Fortführung an, es bildet gewissermaßen dessen röhrenförmige oder schließlich trichterförmige Verlängerung (Fig. 189B). Die Grundlage des ganzen Organs ist ein fester Chitinstab, der mit einem scharf gebogenen Haken im Körper verankert ist

(Fig. 190) und im übrigen das Aussehen eines leicht geschweiften, an seinem ventralen Kiele mit Borsten besetzten, am Ende geknöpften Fortsatzes darbietet. Auf seiner nach hinten gerichteten Fläche trägt der Chitinstab eine Rinne und diese Rinne wird nun überdeckt durch eine Membran, welche eben diese Rinne zu einer geschlossenen Röhre ergänzt und damit das Ganze als wirkliche Fortführung des Endabschnittes des Samenleiters erscheinen läßt (Fig. 190). Die Membran selbst ist übrigens mit der Chitinrinne des Penisstabes nur in ihren Seitenteilen an dessen Grunde verwachsen, ihr mittlerer Teil springt frei vor und überdeckt so nur lose den distalen Abschnitt der Chitinrinne (Fig. 189B). Es besteht ferner die Membran aus zwei einander dicht anliegenden chitinösen

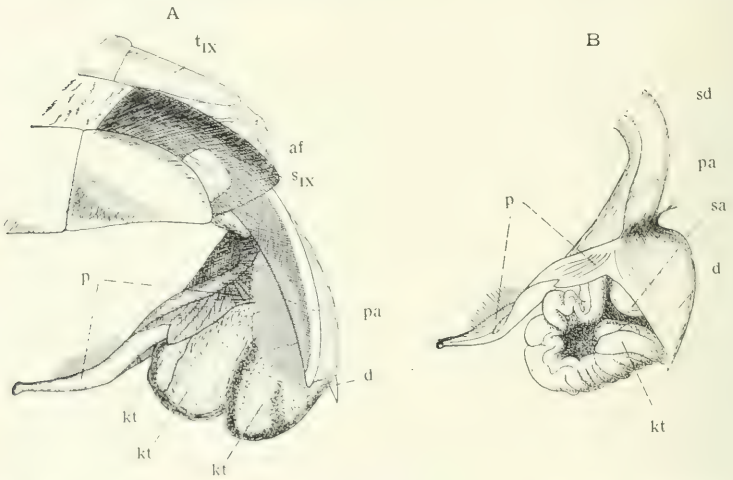


Fig. 189. Das Begattungsorgan von Dytiscus marginalis: A in seitlicher Gesamtansicht während der Abgabe der Spermatophore, B der eigentliche Penis isoliert. (Nach Blunck[1].) af After, d Deckmembran der Penisrinne, kt Kittsubstanz der Spermatophore, p Chitinstab des Penis, pa Parameren, s_{IX} neunter Stergit, sa Samenmasse, sd Samenleiter, t_{IX} neunter Tergit.

Häuten, die durch eindringende Haemolymphe auseinander getrieben werden können und dann aus der einfachen Deckmembran ein aufgeblasenes Deckpolster werden lassen (Fig. 190). Das Ganze liegt unmittelbar am Hinterende des Körpers, wird von der Dorsalseite her überdeckt von den sog. Parameren (Fig. 189A), paarigen Chitinplatten, zwischen denen sich membranöse Häute ausspannen, sie beide zu einem einheitlichen Organ verbindend.

In Ausführung der Paarung ergreift das Männchen in plötzlichem Überfall ein Weibchen, klammert sich an seiner Rückenfläche mit Vorder- und Mittelbeinen fest und schwimmt derart mit dem Weibchen vereint umher, bis letzteres zur wirklichen Begattung geneigt ist. Es zeigt sich dies dadurch an, daß das

Weibchen seine Genitalklappen öffnet, die bisher den Zugang zur weiblichen Geschlechtsöffnung völlig verschlossen. Alle vorausgehenden zahlreichen Versuche des Männchens, den Penis einzuführen, sind daher vergeblich. Sowie aber jetzt der Weg frei ist, tritt der Penis vor und senkt sich unter gewaltsamen Anstrengungen des männlichen Körpers tief bis zu seiner Basis in den Hinterleib des Weibchens ein (Fig. 191). Dabei dringt aber der Penis nicht etwa in die weiblichen Geschlechtsgänge selbst ein, sondern in eine tiefe Tasche, die sog. Spermatophorentasche, die von den Bauchteilen des achten und neunten weiblichen Abdominalsegmentes gebildet wird (Fig. 190). In diese Tasche ragt weiblicherseits hinein

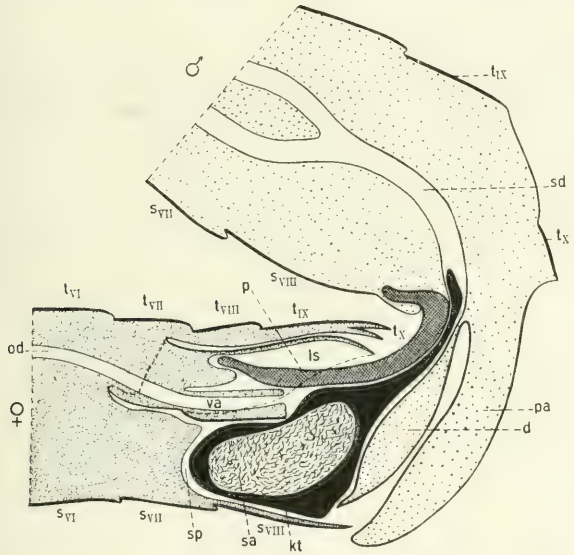


Fig. 190. Schematischer Längsschnitt durch die Hinterenden zweier sich begattender Schwimmkäfer (Dytiscus marginalis). (Nach Blunck[1].) d Deckmembran der Penisrinne, kt Kittsubstanz der Spermatophore, ls Legesäbel, od Eileiter, p Chitinstab des Penis, pa Parameren, sVI–VIII Sternite, sa Samenmasse, sd Samenleiter, sp Spermatophorentasche, tVI–X Tergite, va Vagina.

das vorgeschobene Ende der Vagina sowie der Legeapparat. Zwischen die beiden Blätter des Legeapparates bettet sich der Chitinstab des Penis, mit Endknopf und Borstenbesatz eine ziemlich feste Verankerung herbeiführend, dazu treten die Parameren in Tätigkeit, die von außen her die Ventralfläche des weiblichen Abdomens umklammern. Inzwischen erfolgt die Samenübertragung. Unmittelbar nach der Einführung des Penis verharrt das Männchen minutenlang völlig regungslos und während dieses Starrezustandes tritt das Sperma aus dem Samenleiter in den Penis über, wo es sich unter der Deckmembran in Form einer etwa

erbsengroßen Kugel anhäuft. Es beginnen dann Sekretmassen von Kittdrüsen nachzufließen, sie häufen sich, die Spermakugel umschließend, ebenfalls im Grunde des Penis an und dehnen so dessen Deckapparat zu einem weiten Trichter aus (Fig. 189), ergießen sich aber weiterhin in die Hinterleibstasche des Weibchens, welche sie gänzlich ausfüllen. Innerhalb dieser glänzend weißen breiigen Sekretmassen, welche nun eine Art Spermatophore darstellen, gleitet endlich der Samen ebenfalls in die Hinterleibstasche des Weibchens über (Fig. 190) und wird von da dann durch den Druck, welchen die Wände dieser zur Spermatophorentasche gewordenen Höhlung auf die übertragenen Substanzmassen ausüben, in die vorragende Scheidenöffnung und damit in die eigentlichen weiblichen Geschlechtswege hineingepreßt. Der ganze Vorgang dauert etwa fünf bis zehn Minuten, dann wird der Penis aus den überquellenden Sekretmassen der Spermatophoren-

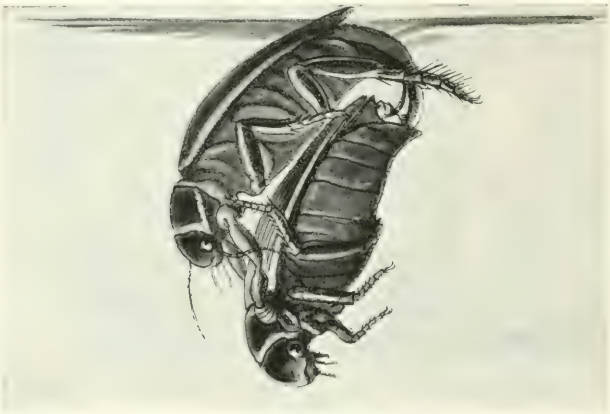


Fig. 191. Pärchen von Dytiscus marginalis im Augenblick der Samenübertragung. (Nach Blunck[1].)

substanz langsam herausgezogen, um schließlich unter erneutem Vorstrecken zum Anpressen der erstarrenden Kittsubstanz verwendet zu werden. Die Samenübertragung als solche ist damit in allen ihren Phasen abgeschlossen. Der Kopulationsapparat selbst liegt nach wieder eingenommener Ruhelage zusammen mit den Parameren völlig im Inneren des männlichen Körpers, überdeckt von einer membranösen Mulde.

Aus zwei wesentlichen Bestandteilen baut sich also das Kopulationsorgan von Dytiscus auf, aus einem festen, in seiner Gestalt unveränderlichen Chitinstab, der die Führung des ganzen Organs übernimmt, und aus der häutigen Deckmembran, die im Ruhezustand zusammengefaltet erst während der Betätigung des Organs ihre funktionsbereite Form annimmt. Und diese beiden Bestandteile erfahren nun sehr bald eine endgültige Gestaltung bei den übrigen Käfern. Als

fernerer Ausgangspunkt möge die zu den Carabiden gehörige Gattung Microlestes dienen[2]. Da haben wir (Fig. 192) zunächst das eigentliche chitinöse Penisrohr, vergleichbar in allem durchaus der Chitinrinne von Dytiscus, an seinem spitz auslaufenden Ende umgebogen und mit Widerhaken versehen. Seine Wandung ist nicht durchaus gleichartig entwickelt, auf der Oberseite erscheint sie beträchtlich verdünnt und hier liegt zugleich die Ansatzstelle des zweiten, des häutigen Bestandteils des gesamten Begattungsorgans, bei voller Entfaltung als blasige, von einem Kranz langer Chitinzähne umschlossene Auftreibung sich zeigend. Diese Penisblase trägt die eigentliche Geschlechtsöffnung, sie liegt im Ruhezustand zusammengefaltet im Inneren des Penisrohres und wird erst nach der Einführung des letzteren in die weibliche Vagina durch Druckwirkung der Hämolymphe nach außen vorgewölbt.

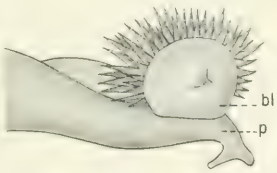


Fig. 192. Begattungsorgan von Microlestes maurus in voll entfaltetem Zustand. (Nach Holdhaus[2].) bl hautige Penisblase, p chitinöses Penisrohr.

In vollster Ausgestaltung treffen wir dann das Kopulationsorgan an bei den Chrysomeliden, etwa bei Lina populi[3]. Im Ruhezustand (Fig. 193A) liegt das ganze Organ zurückgezogen in eine Intersegmentalhaut der letzten Hinter-

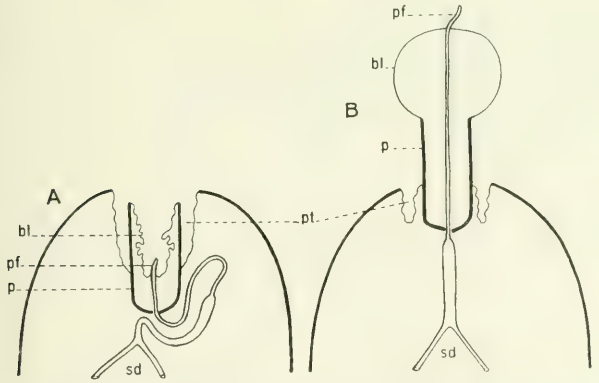


Fig. 193. Schematische Darstellung des männlichen Begattungsorganes von Lina populi: A in ruhendem, B in entfaltetem Zustand. (Nach Harnisch[3].) bl Penisblase, p chitinöses Penisrohr, pf Spitzenfortsatz, pt Penistasche, sd Samenleiter.

leibssegmente, gewissermaßen in einer zu seiner Aufnahme gebildeten Tasche. Seine feste Grundlage bildet wiederum eine harte Chitinröhre, in diese eingestülpt findet sich die zusammengefaltete Penisblase. Durch Druckwirkung der Hämolymphe kann diese Blase vorgestülpt werden und schließt sich nun als dünnwandiges Gebilde ganz unmittelbar den Vorderrändern der festen Chitinröhre

an als deren unmittelbare Fortsetzung. Beide Teile sind nun als Einheit gleichmäßig von dem ausführenden Abschnitt der Samenleiter durchzogen (Fig. 193 B). Im besonderen ist durch diese Entfaltung ein überaus voluminöses Organ entstanden (Fig. 194). Die chitinöse Penisröhre selbst zwar hat kaum irgendwelche Veränderung erfahren, abgesehen davon, daß sie aus der Penistasche vorgeschoben jetzt über die Hinterleibsspitze vorragt. Die Penisblase dagegen hat sich in ein mächtig aufgetriebenes, mit Zipfeln und Ausbuchtungen versehenes Gebilde umgewandelt; von diesem ist vor allem ein an der äußeren Spitze gelegener Fortsatz aus festerem Chitin beachtenswert, er ist dazu bestimmt, den Endabschnitt des männlichen Ausführganges aufzunehmen, trägt also die eigentliche Geschlechtsöffnung.

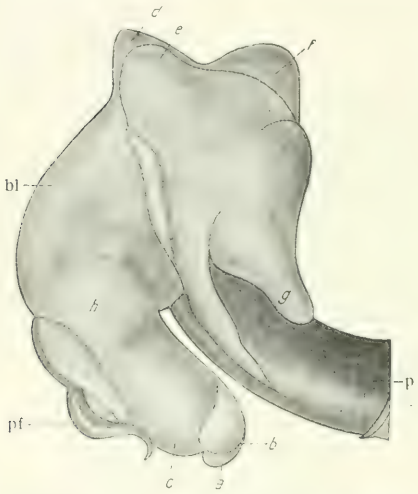


Fig. 194. Penis von Lina populi bei voller Erektion. (Nach Haenschke.) bl Penisblase, p chitinöses Penisrohr, pf Spitzenfortsatz. (Über die Buchstaben a—h vergl. die Ausführungen auf S. 266.)

Die wesentliche funktionelle Bedeutung dieser beiden Abschnitte ist durchaus klar gestellt. Das feste chitinöse Penisrohr dient zur Einführung in die weibliche Geschlechtsöffnung, die Penisblase dagegen ist ein Haftorgan. Sie entfaltet sich stets erst, nachdem die Spitze des Penisrohres eingedrungen ist, und erfüllt nun völlig die weiblichen Ausführwege, sich deren Wandung fest anlegend und sie zugleich mit der eigenen Entfaltung weit ausdehnend. Durch die Wirkung dieses Schwellapparates wird die Verbindung beider Tiere während der geschlechtlichen Vereinigung außerordentlich gefestigt, sie wird erhöht durch besondere Vorrichtungen, die sich auf der Oberfläche der Penisblase selbst befinden, bestehend in feinen, rückwärts gerichteten Spitzen, welche einem Herausgleiten der Penisblase gegenüber als Widerhaken wirken. Die Schwellung selbst muß natürlich, wenn die Haftwirkung aller Teile wirksam bleiben soll, während der Dauer der ganzen Kopula aufrecht erhalten bleiben. Möglich ist das nur durch gleichmäßige Erhaltung des hohen Blutdruckes, der seinerseits erzeugt wird durch eine starke Kontraktionsbetätigung der Abdominalmuskulatur. Nun dauert die Begattung selbst stundenlang, während derselben fließt langsam die zähe Spermamasse in die weiblichen Geschlechtswege über und während dieser ganzen Zeit bleibt die Schwellung bestehen. Und ermöglicht wird das durch die Tätigkeit eines besonderen Ringmuskels, der um das Penis-

rohr verläuft und dessen chitinöse Seitenhälften so stark zusammenpreßt, daß die Hämolymphe in der Penisblase angestaut bleiben muß, auch ohne daß die Abdominalmuskeln in Dauerkontraktion zu verharren brauchen.

Morphologisch entspricht die Penisröhre umgewandelten Teilen des neunten Abdominalsegmentes, während die Penisblase aus einer Intersegmentalhaut hervorgeht. Beiden Bestandteilen begegnen wir nun überall bei den Käfern wieder, nur daß sie im einzelnen überaus variieren können[1]. Die Penisröhre selbst ist stets mehr oder weniger stark chitinisiert, sie ist nicht selten aber in ihrer Gesamtheit hochgradig reduziert. Noch stärker variiert die Penisblase in Größe und Gestalt, ein Blick auf die willkürlich herausgegriffenen, in der nebenstehenden Figur 195 wiedergegebenen Beispiele zeigt das zur Genüge. Da

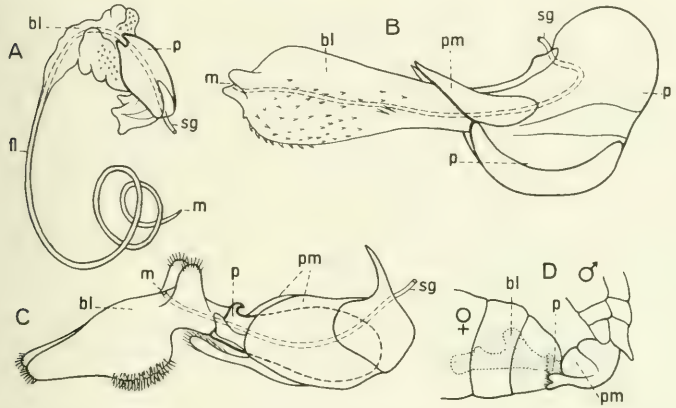


Fig. 195. Männliche Begattungsorgane verschiedener Käfer: A von Lucanus cervus in ventrolateraler Ansicht, B von Physa inflata in Seitenansicht, C von Telephorus limbatus in Seitenansicht, D Hinterleibsenden der Geschlechter von Telephorus in Begattungsstellung. (Nach Sharp and Muir[4].) bl Penisblase, fl geißelförmiger Spitzenfortsatz, m Mündung des Samenausführweges, p Penisrohr, pm Parameren, sg Samenausführgang.

sehen wir beim Hirschkäfer (Fig. 195A) an die kurze gedrungene Penisröhre sich anschließen eine gelappte Penisblase, deren Spitzenfortsatz hier in eine überaus lange Geißel ausgezogen ist. Da folgt bei der Pselaphide Physa inflata (Fig. 195B) auf ein bulbusartig aufgetriebenes Penisrohr eine lang keulenförmige gegen das Ende mächtig angeschwollene Penisblase, da ist diese letztere bei dem Malacodermiden Telephorus limbatus (Fig. 195C) mit verschieden gerichteten Divertikeln und Ausbuchtungen besetzt. Und überall treffen wir auf der Oberfläche der Penisblase als Widerhaken dienende spitzige Stacheln oder förmliche Büschel von Borstenhaaren. Die Funktion der einzelnen Teile ist überall die gleiche, wie sie oben von Lina populi beschrieben worden ist. tief eingesenkt in die weiblichen Geschlechtswege (Fig. 195D) stellen sie einen vortrefflichen

Fixierungsapparat dar, bringen sie fernerhin bestimmte Teile des männlichen und weiblichen Begattungsapparates in sichere Beziehungen zueinander und gewährleisten so in erhöhtem Maße eine zweckentsprechende Samenübertragung. Über diesen letzteren Punkt werden wir im folgenden Kapitel (vergl. S. 266f.) noch ausführlicher zu handeln haben.

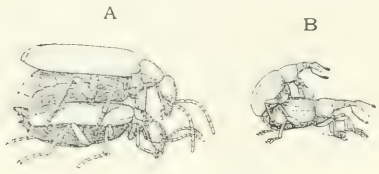


Fig. 196. Paarungsstellungen zweier Käferarten: A von Lytta optabilis, B von Apion onopordi. (Nach Gadeau de Kerville[5].)

Zum vollen Verständnis der bisher behandelten Organe müssen wir ein Weniges noch auf die äußeren Erscheinungen der Paarung bei den Käfern eingehen[5]. Wie wir schon bei Dytiscus erfuhren, naht sich das Männchen dem Weibchen im allgemeinen von oben her, steigt auf den Rücken des Weibchens und hält sich hier mit seinen Beinen fest. Haben die Tiere diese Lage eingenommen, so beginnt alsbald die Einführung des Penis[6]. Das Männchen krümmt seine Hinterleibsspitze nach unten, während das Weibchen die seinige hebt. Das Penisrohr tritt vor, wendet sich bogenförmig nach unten und vorn, sucht unter tastenden Bewegungen den Eingang zur Vagina und dringt schließlich ein, wenn das geneigte Weibchen deren Verschlußklappen geöffnet zeigt. Erst nach völlig vollzogener Einführung erfolgt dann die Ausstülpung der Penisblase, die so stets gänzlich im Inneren der weiblichen Geschlechtswege ruht, während das Penisrohr zum Teil noch aus der weiblichen Geschlechtsöffnung hervorragt. Die Stellung beider Käfer zueinander ändert sich zumeist bei allen diesen Vorgängen und auch während der ganzen Dauer der Paarung gar nicht (Fig. 196). Eine Ausnahme machen zahlreiche Scarabaeiden, darunter vor allem die Melolonthiden. Bekannt ist ja die eigenartige Stellung gepaarter Maikäfer: dem an einem Zweig angeklammerten Weibchen hängt hinten in umgekehrter Orientierung, die Bauchseite nach oben, das Männchen an (Fig. 197). Über das Zustandekommen dieser Paarungsstellung herrschen in der Literatur bis in die neuere Zeit hinein absonderliche Vorstellungen[7], obwohl die Verhältnisse längst klargelegt sind[8] und jederzeit leicht an gefangenen Käfern zu beobachten sind. Das Begattungsorgan des männlichen Maikäfers ist ein überaus voluminöses Gebilde, es schließt sich in seinem Aufbau[8] durchaus an das uns bereits Bekannte an. In vorgestrecktem Zustande (Fig. 198) läßt es zunächst

Fig. 197. Ein Pärchen des Maikäfers (Melolontha vulgaris) in Paarungsstellung. (Nach einer Photographie.)

wiederum ein Penisrohr erkennen, das teils weichhäutig, teils chitinisiert zu beiden Seiten durch je eine kräftige geknöpfte Chitinspange gestützt ist. An das Ende dieses Rohres angeschlossen ist eine gestielte kugelige Blase, welche auf ihrer nach oben gewendeten Fläche nahe der Ansatzstelle des Blasenstieles die enge Mündung des Geschlechtsganges trägt. Im Ruhezustand liegt das Organ in eine Tasche im Inneren des Hinterleibes zurückgezogen, das Ganze mehrfach in seinen Teilen ineinander geschoben, die Penisblase zusammengefaltet. Bemerkt sei ferner, daß die Penisblase hier nicht von dem Samenausführgang durchzogen wird, sondern daß sie bei voller Entfaltung des Organs unmittelbar in ihrer Gesamtheit dessen Endabschnitt selbst darstellt, wie ein Längsschnitt (Fig. 199) ohne weiteres überzeugend dartut. Beim Eingehen der Paarung ergreift das Männchen nun zunächst ganz wie bei den übrigen Käfern das Weibchen vom Rücken her, streckt das chitinöse Penisrohr weit vor und läßt es um die Hinterleibsspitze des weiblichen Körpers im Bogen herumgleiten, wobei eine Furche auf der Ventralseite des Rohres zwischen den beiden Spangen als Gleitrinne dient (Fig. 200 A). Es wird der ganze vorgestreckte Apparat, verlängert durch die gleichfalls vorgestülpte Penistasche, schließlich so weit herumgeführt, daß die Penisspitze die weit offene Vaginalöffnung des Weibchens erreichen (Fig. 200 B) und in sie eindringen kann. Nun läßt das Männchen die Umklammerung fahren, es läßt sich

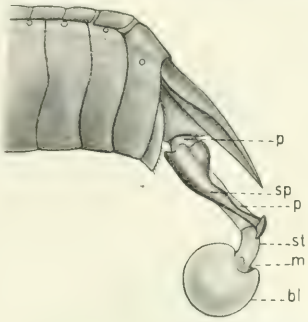


Fig. 198. Hinterleibsspitze eines männlichen Maikäfers in Seitenansicht, mit vorgestrecktem und entfaltetem Kopulationsorgan. (Nach Boas[8].) bl Penisblase, m äußere Geschlechtsöffnung, p Penisrohr, sp dessen Chitinspangen, st Stiel der Penisblase.

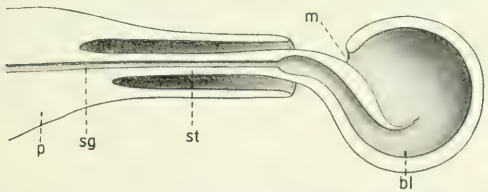


Fig. 199. Schematischer Längsschnitt durch die entfaltete Penisblase des männlichen Maikäfers. (Nach Boas[8].) bl Penisblase, m äußere Geschlechtsöffnung, p Penisrohr, sg Samenausführgang, st Stiel der Penisblase.

nach hinten überfallen (Fig. 200 C) und ist dann nur noch durch den inzwischen tief eingesenkten Penis mit dem weiblichen Körper verbunden. Es verharrt in diesem Zustand in unbeweglichem, fast lethargischem Zustande, und während dessen entfaltet sich im Inneren der weiblichen Geschlechtswege die Penisblase, ihr aufgetriebener kugeliger Endabschnitt füllt sich mit Spermamassen, die schließ-

lich die Form einer von einer weißlichen Hüllmembran umschlossenen Spermatophore annehmen. Ist dieselbe fertig gebildet, was eine ziemlich beträchtliche Zeit in Anspruch nimmt, so schiebt sich die Wölbung der Blase über sie zurück und es bleibt die Spermatophore in den Geschlechtswegen des Weibchens liegen, während die Penisblase eingezogen wird. Ist das völlig geschehen, so wird auch das Penisrohr zurückgezogen, das Männchen beugt sich mit seinem Körper aufwärts, ergreift mit den Beinen wiederum die Rückenfläche des Weibchens, richtet sich vollends auf und löst alsbald jegliche Vereinigung. Die Paarung ist in allen ihren Phasen beendet.

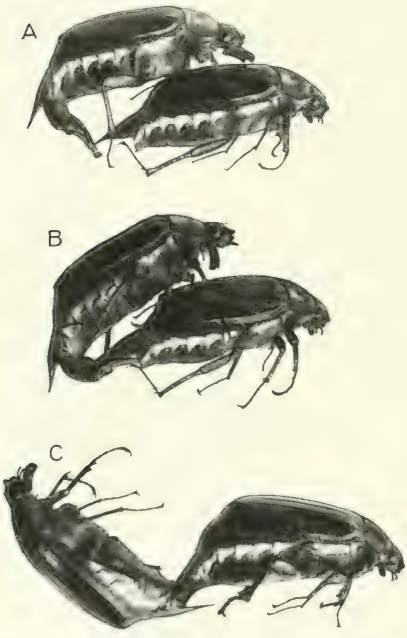


Fig. 200. Drei Phasen aus der Durchführung der Paarungsstellung des Maikäfers. (Aus Präparaten nach Beobachtungen am Leben zusammengestellt.)

Wenden wir uns den übrigen Insekten zu, so bedeutet eine Analyse ihrer Kopulationsorgane im Grunde nichts anderes als eine fortgesetzte Wiederholung dessen, was wir in grundsätzlichster Form bei den Coleopteren festgestellt haben, eine Wiederholung freilich, die sich in einer unabsehbaren Mannigfaltigkeit der Einzelgestaltung darbietet. Wir greifen eine Anzahl typischer Beispiele heraus.

So zunächst die auf natürlicher Verwandtschaft beruhende Reihe der Köcherfliegen (Phryganiden) und Schmetterlinge. Bei den meisten Phryganiden[9] stellt sich der Penis äußerlich als ein starkes, meist etwas gebogenes Chitinrohr dar (Fig. 201 A), das in einer tief in das Abdomen sich einsenkenden Penistasche ruht. In seinem Inneren birgt aber dieses Penisrohr wiederum einen weichhäutigen Abschnitt (Fig. 201 B), der bei der Entfaltung als Penisblase vorgestülpt und alsdann, ganz wie wir es bei den Käfern kennen gelernt haben, vom Samenausführgang durchzogen wird, dessen Mündung auf seiner Spitze trägt (Fig. 201 C). Die Penisblase zeigt recht verschiedene Ausbildungsgrade, sie kann zuweilen, wie bei der hier im Bilde wiedergegebenen, zu den Sericostomatiden gehörenden Notidobia, auf eine von der Spitze des Penis etwas entfernt liegende gefaltete Membran reduziert sein.

Ganz ähnlich verhalten sich die Schmetterlinge[10]. Auch da zeigt sich der

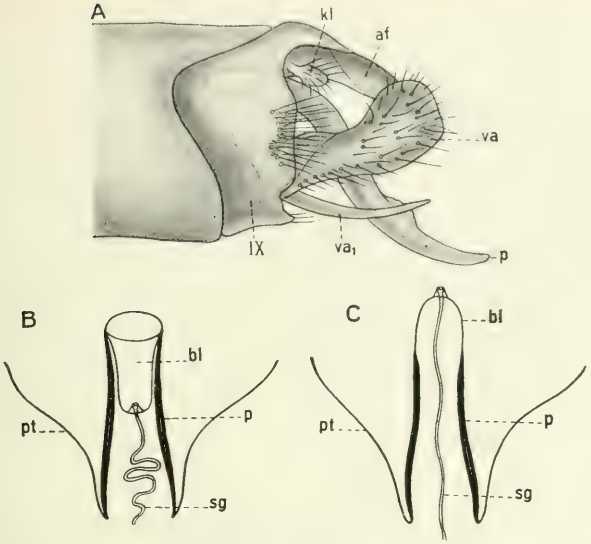


Fig. 201. A Seitenansicht des männlichen Kopulationsorganes einer Phryganide (Notidobia ciliaris), B allgemeines Schema des Aufbaues eines solchen Organes im Ruhezustand, C in der Entfaltung. (Nach ZANDER[9].) af dorsaler Fortsatz des Aftersegmentes, bl Penisblase, kl Analklappen, p Penisrohr, pt Penistasche, sg Samenausführgang, va Valven, IX = neuntes Abdominalsegment.

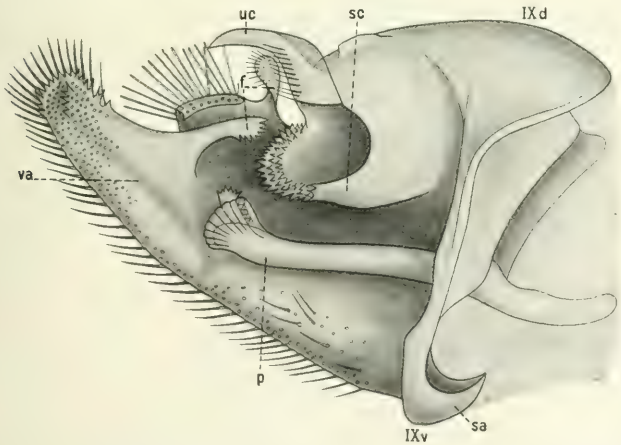


Fig. 202. Seitenansicht des männlichen Kopulationsapparates eines Schmetterlings (Nisoniades tages). (Nach POLJANEC[10].) f Fortsätze der Valven, p Penisrohr, sa Saccus, sc Scaphium, uc Uncus, va Valven, deren rechte äußere entfernt ist, IXd,v Dorsal- und Ventralplatte des neunten Abdominalsegmentes.

Penis äußerlich zunächst in der Form eines einfachen chitinösen Penisrohres (Fig. 202), das im einzelnen überaus mannigfach gestaltet sein kann, bald lang und dünn, bald kurz und breit, bald grade und bald gebogen. Sein Aufbau ist im einzelnen sehr viel komplizierter als es die einfache Betrachtung zunächst vermuten läßt (Fig. 203). Wiederum ruht das Ganze in einer Penistasche. Diese Tasche zerfällt in zwei Abschnitte, einen weiten äußeren, trichterförmig gestalteten Raum, aus dessen Grund sich eine Hautduplikatur in Form eines Ringwulstes erhebt, dazu bestimmt, mit seiner teilweise chitinisierten Wandung als Führung des Penisrohres zu dienen; es zeigt die Tasche zweitens einen inneren röhrenförmigen Teil, der sich dicht dem chitinösen Penisrohr anlegt und es bis zu seinem oralwärts gerichteten Ende begleitet. An eben diesem oralen Teil weist das chitinöse Penisrohr eine ventralwärts offene Rinne auf, in ihr tritt der Samenausführgang in das Innere des Chitinrohres ein, es trägt ferner das Penisrohr mehr distalwärts an seiner ventralen Kante einen starrwandigen Blindsack, dienend der Aufnahme eines Rückziehmuskels. Und dieser letztere tritt nun

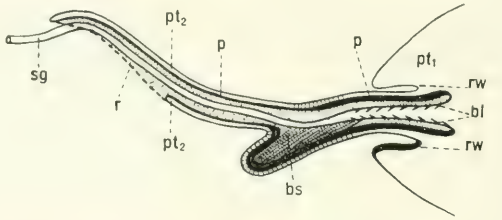


Fig. 203. Schematischer Längsschnitt durch Penis und Penistasche eines Schmetterlings. (Nach ZANDER[10].) bl Penisblase, bs Blindsack des Penisrohres, p Penisrohr, pt_1 äußerer Teil der Penistasche, pt_2 deren innerer röhrenförmiger Abschnitt, r ventrale Rinne des Penisrohres, rw Ringwulst der äußeren Penistasche, sg Samenausführgang.

in Beziehung zu dem zweiten Hauptbestandteil des ganzen Kopulationsapparates, zu der ausstülpbaren Penisblase. Auch eine solche ist hier wohl entwickelt, sie erscheint in zurückgezogenem Zustand ganz als eine unmittelbare Fortsetzung des Samenausführganges und ist auf ihrer Innenfläche mit scharfen Chitinzähnchen besetzt. Bei ihrer Entfaltung wird die Penisblase zu einem förmlich kappenartigen Aufsatz der Mündung des Penisrohres, bekleidet die Penisspitze mit ihren nunmehr natürlich nach außen gekehrten Zähnchen als stacheliger Endapparat (Fig. 202, 288). Die Wirksamkeit des erwähnten Rückziehmuskels führt wieder die Ruhelage herbei.

Es kann weiterhin geschehen, daß entweder nur das chitinöse Penisrohr oder nur die vorstülpbare Penisblase zur Ausbildung gelangt. Beispiele beider Fälle bieten uns die Hymenopteren. Da ist der Penis der Wespen und der meisten Bienen[11] nichts weiter als ein einfaches Rohr, das bei den Wespen von einer gleich starken Chitinwand umhüllt wird, bei den Bienen dagegen meist sehr dünnhäutig erscheint und nur an den Seitenteilen durch zwei starke Chitinstäbe

eine Stütze erhält (Fig. 204). Da besteht der Kopulationsapparat der Honigbiene[12] einzig und allein aus einer vorstülpbaren Penisblase, allerdings einer solchen von sehr komplizierter Gestalt. Bei voller Entfaltung ragt das Organ als ein vielfach gezipfeltes Gebilde über die Hinterleibsspitze des Männchens weit vor (Fig. 205 B). Es besteht zunächst aus einem zylindrischen, nach der Spitze und nach oben hin sichelförmig eingekrümmten Rohr, das in seinem Inneren der ganzen Länge nach von dem Samenausführgang durchzogen wird, an der Spitze dessen Mündung trägt. In seinem eingekrümmten äußeren Teile wird das Rohr gestützt durch Chitinplatten, sein basaler Teil trägt auf der Unterseite einen Besatz von langen weichen Haaren sowie mehrere Reihen von Chitinborsten, auf der Oberseite ganz nahe der Basis ein Paar weit nach den Seiten ausgespreizter Hörnchen sowie mehr nach außen hin einen unpaaren, gleichfalls nach vorn und oben eingekrümmten Anhang, dessen Oberfläche von rundlichen Wärzchen bedeckt ist. Zwischen diesem Anhang und der Ansatzstelle der beiden Hörnchen ist nochmals eine stärkere Chitinplatte der weichhäutigen Wand des Penisschlauches eingefügt. Im Ruhezustand liegen alle diese Teile völlig

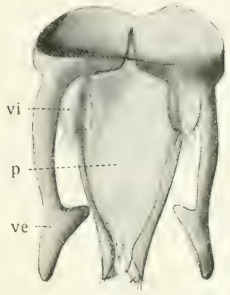


Fig. 204. Männlicher Kopulationsapparat einer isolitären Biene (Chalicodoma muraria). (Nach Strohl[11].) p Penisrohr, ve äußere, vi innere Valve.

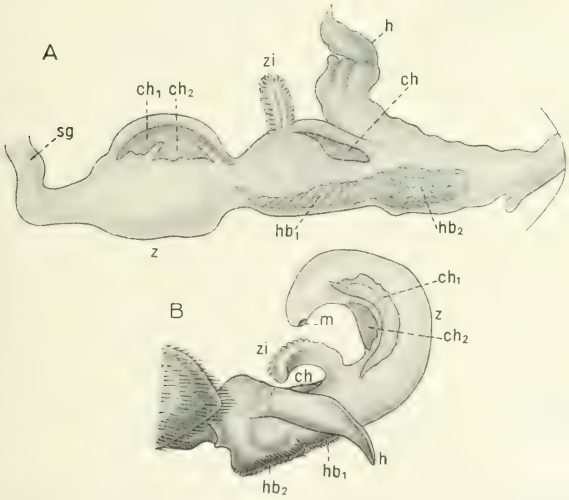


Fig. 205. Kopulationsorgan einer Drohne: A in eingestülptem, B in völlig entfaltetem Zustand. (Nach Michaelis[12].) ch Chitinplatten, h Hörnchenfortsatz, hb Haar- und Borstenbesatz, m Mündung des Samenausführganges, sg Samenausführgang, z Endabschnitt des Penisschlauches, zi unpaarer zipfelförmiger Fortsatz.

eingestülpt im Inneren des Körpers, in entsprechender umgekehrter Reihenfolge (Fig. 205 A), die morphologische Deutung des Ganzen als einer an den eigentlichen Samenausführgang sich anschließenden vorstülpbaren Penisblase ist kaum von der Hand zu weisen. Völlig klar zutage liegt auch die physiologische Bedeutung aller Teile dieses komplizierten Apparates. Die Begattung der Königin findet während des Hochzeitsfluges hoch in der Luft statt. Das Männchen senkt dabei seine Hinterleibsspitze zunächst in die Genitalspalte des Weibchens ein, schiebt sie bis zur Mündung der Vagina vor, dabei den gesamten Stachelapparat nach oben beiseite drängend (Fig. 206), und entfaltet dann erst unter der Druckwirkung herbeiströmender Hämolymphe den eigentlichen Penisschlauch, der nun teils in Vagina, teils in den zwischen Bauchschuppen und Stachel gelegenen Nischenraum sich ausdehnt und an den Wänden dieser Räume mit Hilfe des Borstenbesatzes und der gespreizten Fortsätze einen überaus festen Halt gewinnt. Der Halt ist so stark, daß bei der Lösung der Geschlechter der ganze Apparat vom männlichen Körper abreißt und zum Teil in der weiblichen Vagina stecken

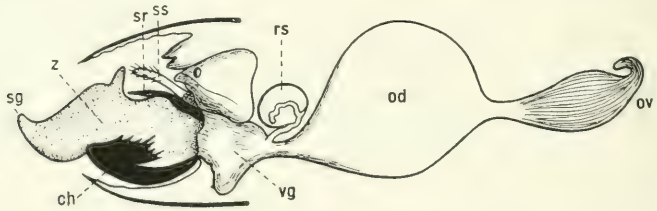


Fig. 206. Längsschnitt durch den weiblichen Genitalapparat einer begatteten Königin der Honigbiene. (Nach Zander[12].) ch Chitinplatten des Penisschlauches, od Eileiter, ov Ovarium, rs Receptaculum seminis, sg abgerissener Samenausführgang, sr Stachelrinne, ss Stachelscheide, vg Vagina, z abgerissenes Endstück des Penisschlauches.

bleibt (Fig. 206). Inzwischen ist aber die Samenübertragung erfolgt. Schon in den ersten Lebenstagen der Drohne sammelt sich das Sperma in den Räumen des eingestülpten Penisschlauches an, wird hier durch Schleimsekret zu einer Spermatophore zusammengeballt und als solche jetzt nach erfolgter Ausstülpung in die weibliche Vagina abgesetzt. Die Samenmassen erfüllen dann zunächst die Ovidukte, die durch sie gewaltig aufgebläht werden, später treten sie in das Receptaculum seminis über.

Oder greifen wir nochmals eine ganz andersartige Insektengruppe heraus, die niedrig stehenden Blasenfüßer (Physopoden oder Thysanopteren) in dem ihnen zugehörigen Trichothrips[13]. Da liegt im Ruhezustand der gesamte Kopulationsapparat völlig ins Innere des Körpers eingezogen, bei seiner Entfaltung tritt er aus der zwischen neuntem und zehntem Abdominalsegment gelegenen Geschlechtsöffnung hervor und erscheint jetzt als ein überaus voluminöses Gebilde (Fig. 207 A). Ein niederer Chitinring ist der Träger des Ganzen, an ihn schließt sich ein langer dünnhäutiger Stiel an, dessen Basis beiderseits von einem borstentragenden Fortsatz begleitet ist, dessen Ventralseite durch eine breite

Chitinplatte gestützt erscheint und der schließlich in eine kugelige Penisblase sich erweitert. Stiel sowohl wie Endblase sind von dem Samenausführgang durchzogen, es findet letzterer eine Weiterführung in einem feinen stark chitinisierten Röhrchen, auf dessen Spitze schließlich die eigentliche Geschlechtsöffnung gelegen ist. Wir erkennen sofort, daß wir hier im wesentlichen wiederum nichts anderes als eine ausstülpbare Penisblase vor uns haben, während das chitinöse Penisrohr auf ein Minimum reduziert ist. Bei der Paarung ruht das Männchen auf dem Rücken des Weibchens, biegt seinen hinteren Körperteil bogenförmig um den Leib des Weibchens herum und führt von unten her den gesamten schwellbaren Teil des Penis in die weiblichen Geschlechtswege ein (Fig. 207 B), wobei dann gekrümmte Stäbchen im Bereiche des weiblichen neunten Abdominalsegmentes den ganzen Apparat zwischen sich fassen und in seiner Lage halten.

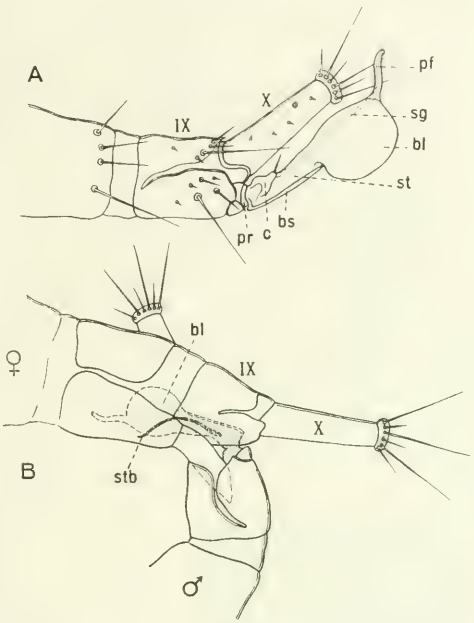


Fig. 207. Männlicher Kopulationsapparat von Trichothrips copiosus: A bei voller Entfaltung in Seitenansicht, B in seiner natürlichen Lage im weiblichen Körper während der Paarung. (Nach Buffa[13].) bl Penisblase, bs Basalplatte des Stiels, c borstentragender Taster, pf Endfortsatz der Penisblase, pr Chitinring der Penisbasis, sg Samenausführgang, st Stiel der Penisblase, stb weibliches Führungsstäbchen für den Penis, IX, X neuntes und zehntes Abdominalsegment.

Und werfen wir endlich einen Blick auf die äußeren Erscheinungen der Paarung bei den Insekten, soweit wir nicht schon davon im Verlaufe unserer bisherigen Betrachtungen sprechen mußten. Zweifellos ist die Normalstellung derart, daß das Männchen auf dem Rücken des Weibchens sitzt und von oben und hinten her seinen Penis in die weibliche Geschlechtsöffnung einsenkt. So verhalten sich die weitaus meisten Käfer, die meisten Hemipteren (ein Beispiel biete

Fig. 208. Paarungsstellung zweier Hemipteren: A von Blattläusen, B einer Baumwanze (Carpocoris purpureipennis). (Nach Gadeau de Kerville[16].)

die vorstehende Figur sich paarender Blattläuse), so zeigen es die meisten Bienen, viele Dipteren. Bei der Annäherung von oben her muß das Männchen vielfach seinen Hinterkörper um den des Weibchens herumbiegen. Und das hat bei einzelnen Wasserwanzen eine eigenartige Anpassung hervorgerufen[14]. Bei manchen, wie bei Notonecta, läßt im männlichen Geschlecht die Verbindung der einzelnen Abdominalsegmente nichts weiter als ein sehr elastisches Gefüge erkennen, bei anderen aber, bei Sigara und vor allem bei Corixa, da schiebt sich zwischen fünftes und sechstes Abdominalsegment ein tiefer Spalt ein, der den ganzen Hinterleib förmlich in zwei Hälften zerlegt (Fig. 209). Dieser Spalt ist stets asymmetrisch entwickelt, er liegt bei Corixa geoffroyi auf der linken Seite, bei allen übrigen auf der rechten. Und es dient der Spalt zu nichts anderem, als das weibliche Abdomen in sich aufzunehmen, wenn der Körper des Männchens sich herabsenkt, um zur weiblichen Geschlechtsöffnung hin gelangen zu können. Ob ein eigenartiger Striegel, der in Form einer ovalen, mit Kammzähnchen besetzten Platte dem Dorsalteil des sechsten Abdominalsegmentes aufsitzt und der stets an der Seite sich findet, an der auch der Querspalt gelegen ist, ob dieser Striegel in Verbindung mit dem Paarungsvorgang selbst zu setzen ist, ob er etwa als Haft- oder Reizorgan dient, ist nicht entschieden. Am wenigsten wahrscheinlich ist seine Deutung als Tonapparat.

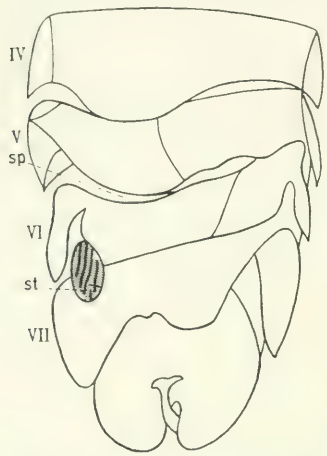


Fig. 209. Hinterleib einer männlichen Corixa geoffroyi, von der Dorsalseite. (Nach Hagemann[14].) sp Querspalt, st Striegel, IV—VII Abdominalsegmente.

Fig. 210. Paarungsstellung des Seidenspinners. (Nach einer Photographie.)

Aber nicht gering ist nun die Zahl und die Mannigfaltigkeit abweichender Paarungsstellungen bei den Insekten. Ziemlich häufig anzutreffen ist die Stellung, daß beide Tiere in einer geraden Linie hintereinander angeordnet sind, und bei abgewendeten Köpfen sich nur mit den vereinigten Hinterleibsspitzen berühren. So zeigen sich manche Käfer, Vertreter der Familien der Bostrychiden, Cantharіden, Cryptophagiden[15], manche Hemipteren wie die meisten Geocoriden[16] (Fig. 208 B). Auch hier naht sich das Männchen dem Weibchen überall vom

Rücken her, nimmt also zunächst die Normalstellung ein und führt in dieser Haltung den Penis ein, wendet sich aber dann um, bis es mit abgedrehtem Kopf hinter dem Weibchen steht und verharrt derart ruhig, bis die Samenübertragung vollendet ist. Wenn beide Tiere sich dabei fortbewegen, so schleppt zumeist das Weibchen das völlig regungslose Männchen mit sich. Es kann aber auch von vornherein die Art der Annäherung an das Weibchen eine abweichende sein, sie kann von der Seite her erfolgen und dann zur abgewendeten Stellung führen. Das gilt vor allem von Schmetterlingen[17]. Bei Abend- und Nachtfaltern drängt sich das Männchen von der Seite her an das Weibchen heran, sucht unter lebhaftem Vibrieren der Flügel und unter aufgeregten tastenden Bewegungen seiner Hinterleibsspitze die weibliche Begattungsöffnung auf der Unterseite des achten Abdominalsegmentes auf, läßt das Begattungsglied eindringen und vollführt sodann mit seinem gesamten Körper eine Drehung von dem Weibchen weg nach hinten, woraus sich schließlich die charakteristische Stellung ergibt, wie sie Fig. 210 vom Seidenspinner zeigt. Von jetzt an verhält sich das Männchen völlig passiv, bei freiem Sitz des Weibchens hängt es wie ein Anhängsel vom Hinterende des Weibchens herab (Fig. 211), im Fluge wird es vom Weibchen nachgeschleppt. Daß die Männchen der Nachtfalter sich nicht vom Rücken her nähern, das ist wohl sicherlich auf das Hindernis der großen, die ganze Rückenfläche deckenden Flügel der Weibchen zurückzuführen. Bei Tagfaltern, wo wir die gleiche Stellung beobachten können, erfolgt dagegen die Annäherung zumeist direkt von oben her, da das Weibchen durch Auseinanderspreizen seiner Flügel dem Männchen Zugang gewährt. Sowie aber die Vereinigung der Geschlechtsteile erfolgt ist, kehrt sich auch hier das Männchen um, die Flügel des Weibchens klappen zusammen und fassen die des Männchens zwischen sich (Fig. 212).

Fig. 211. Paarungsstellung von Pygaera anachoreta. (Nach einer Photographie von H. Federley.)

Fig. 212. Paarungsstellung des Zitronenfalters, Rhodocera rhamni. (Nach Gadeau de Kerville[17].)

Es können ganz andersartige Stellungen eingenommen werden. Eine solche haben wir vom Maikäfer bereits kennen gelernt, wo an die Normalstellung ein förmliches Überschlagen des männlichen Körpers sich anschließt. Sehr sonderbar ist das Verhalten eines Neuropters, des Bittacus tipularius[18]. Die Tiere haben die eigenartige Gewohnheit, sich mit ihren langen

Vorderbeinen an Pflanzenstengeln aufzuhängen und von hier aus mit spinnenartig ausgebreiteten Hinterbeinen nach vorüberfliegenden Insekten zu haschen. Die ergriffene Beute wird zum Munde geführt und verzehrt. Und dabei findet nun auch die Begattung statt, indem ein Männchen sich einem an seiner Beute zehrenden Weibchen nähert, an dessen Mahlzeit teilnimmt, dabei zugleich seine Hinterleibsspitze mit der des Weibchens vereint und die oft mehrere Stunden währende Paarung vollzieht. Beide Tiere kehren dann bei dieser absonderlichen, der Befriedigung von Hunger und Geschlechtstrieb in gleichem Maße dienenden Vereinigung einander ihre Bauchseiten zu (Fig. 213).

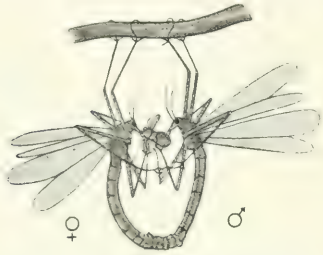


Fig. 213. Paarungsstellung von Bittacus tipularius. (Nach Brauer[18].)

Eine weitere eigenartige Paarungsstellung ist dann die, daß die beiden Geschlechter wohl gleichfalls übereinander angeordnet sind, daß aber von den beiden Partnern nicht das Weibchen, sondern das Männchen sich unten befindet, eine Stellung also, wie wir sie schon bei Heuschrecken und Grillen im vorigen Kapitel festgestellt haben. Es zeigt uns jetzt von neuem diese Stellung zunächst ein anderes Neuropter, der Gletschergast, Boreus hiemalis[19]. Das kräftigere Männchen schiebt beim Eingehen der Paarung zunächst seine Hinterleibsspitze unter die Bauchschilder des Weibchens, ergreift es mit seinem zangenförmigen Kopulationsapparat und hebt es auf seinen Rücken empor. Das Weibchen verharrt mit angezogenen Beinen, Kopf und Fühlern wie leblos und wird nun so, während die Begattung sich vollzieht, stunden- und selbst tagelang von dem Männchen auf seinem Rücken herumgeschleppt (Fig. 214). Wir treffen ähnliches bei Läusen, bei Mallophagen wie Anopluren[20]. Die Annäherung der Geschlechter erfolgt wiederum in der Form, daß das Männchen sich unter den Körper des Weibchens schiebt, mit Fühlern oder Beinen an demselben sich festklammert und sodann den Penis in die weibliche Geschlechtsöffnung einstößt. Bei der Kleiderlaus richten dabei beide Tiere ihre Körper steil aufrecht, es kommt so die eigenartige Haltung zustande, wie sie die nebenstehende Fig. 215 zeigt. Wir treffen ähnliches bei Flöhen[21], wo das bedeutend kleinere Männchen förmlich wie ein Anhängsel der Bauchseite des größeren

Fig. 214. Paarungsstellung von Boreus hiemalis. (Nach Brauer[18].)

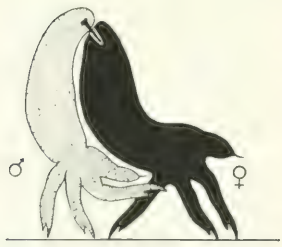


Fig. 215. Paarungsstellung der Kleiderlaus (Pediculus vestimenti). (Nach Hase[20].)

Weibchens anhaftet (Fig. 216). Die Befestigung beider Tiere aneinander erfolgt einmal durch einen besonderen Klammerapparat des männlichen Tieres und zweitens durch den in die Vagina eingesenkten stabförmigen Penis.

Es ist leicht verständlich, daß dann endlich bei so hochgradig dem Luftleben angepaßten Organismen, wie es ganz allgemein die Insekten sind, daß da auch eine Paarung im Fluge statthaben kann. Allgemein bekannt ist der Hochzeitsflug der Bienenkönigin, ein wahrer Begattungsflug, einen ebensolchen vollführen die Ameisenweibchen während des Ausschwärmens. In der Luft üben die nur ganz kurze Zeit dauernde Begattung manche Tagfalter aus, länger währt sie bei manchen Trichopteren[22]. In der Regel vollzieht sich bei ihnen die Vereinigung der Geschlechter auf dem Lande unter Einnahme der für so viele Insekten charakteristischen Stellung mit abgewendeten Vorderkörpern, bei manchen Leptoceriden aber geschieht das alles im Fluge und dann sieht man die Pärchen derart durch die Luft ziehen, daß das eine Tier mit zusammengefalteten Flügeln am Hinterende des anderen hängend von diesem nachgeschleppt wird. Ähnliches läßt sich übrigens auch an aufgestörten Pärchen vereinter Tagfalter jederzeit beobachten. Ausschließlich ist Flugpaarung in Übung bei den Eintagsfliegen, wo sie zumeist nur wenige Sekunden dauert[22], sehr verbreitet ist sie endlich bei den Fliegen[23]. Da kann sich zunächst wenigstens der einleitende Teil der Paarung in der Luft abspielen, insofern das Männchen in der Luft ein Weibchen ergreift, die Vereinigung der Geschlechtsteile herbeiführt und sodann nach hinten sinkend mit zusammengelegten Flügeln und Beinen sich vom Weibchen tragen läßt. Diese Last ist vielfach für das Weibchen zu schwer, es läßt sich daher alsbald auf den Boden niedersinken, auf dem die Kopula vollendet wird. So verhält sich beispielsweise Tabanus, während bei anderen, bei Culex oder Anopheles.

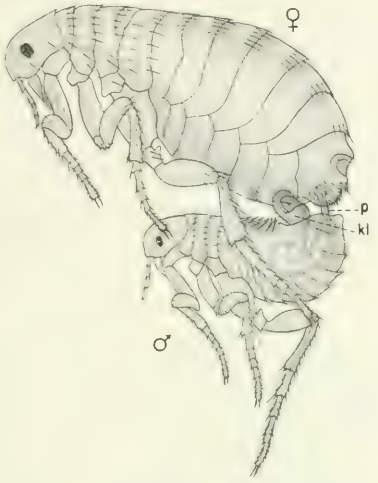


Fig. 216. Paarungsstellung von Pulex irritans. (Im wesentlichen nach einem Präparat von Prof. Paul Mayer zu Jena.) kl männliches Klammerorgan, p Penis.

Fig. 217. Paarungsstellung von Stegomyia fasciata während des Fluges. (Nach Goeldi[24].)

das größere Weibchen auch im weiteren Verlauf der Paarung sich in der Luft fliegend hält, das Männchen hinter sich herschleppend. Dabei bilden dann zumeist die vereinten, voneinander abgewendeten Körper eine gerade Linie. Nicht immer indessen, insofern bei manchen Culiciden, bei Aëdes spenceri oder bei Stegomyia fasciata (Fig. 217), beide Tiere sich während des Fluges derart mit ihren langen Beinen umfassen, daß sie einander die Bauchseiten zukehren und das stärkere Weibchen oberhalb des Männchens schwebend dessen Körperlast trägt. Des ferneren können wohl stets aufgestörte Pärchen von Fliegen ihre Flucht im Davonfliegen bewerkstelligen, gleichviel welche Paarungsstellung sie im besonderen einnehmen.

Die echten Kopulationsorgane der Wirbeltiere lassen sich in zwei grundverschiedene Typen scheiden. Der eine Typus tritt auf in Form aus- und umstülpbarer Schläuche, die Umstülpung und die damit verbundene Schwellung erfolgt unter der Wirkung einströmender Lymphflüssigkeit; der zweite Typus ist nicht umstülpbar, sondern nur schwellbar, die Schwellung erfolgt durch eindringende Blutflüssigkeit unter Vermittlung besonderer Schwellkörper. Die erste Form der Begattungsorgane weisen die Eidechsen und Schlangen sowie die Vögel auf, die zweite findet sich bei Krokodilen und Schildkröten sowie bei den Säugetieren.

Fig. 218. Ventralansicht des Hinterkörpers einer männlichen Lacerta agilis mit erigiertenPenisschläuchen. (Nach einer Photographie von Meynen[27].)

Primär stehen die Begattungsorgane aller Wirbeltiere stets in unmittelbarster Beziehung zur Kloake, also zu dem am Ende des Körpers gelegenen Raum, der gleichzeitig die Mündungen des Enddarms, der Nieren und der Geschlechtsorgane aufnimmt. Wir sahen auf primitiver Stufe schon bei den Gymnophionen die Kloake als Begattungsorgan fungieren, bei diesen niederen Amphibien freilich in der Gesamtheit ihres Umfanges. Bei Hatteria scheint die Vermittelungsrolle für die Samenübertragung auf eine vorstreckbare Hautfalte der Kloakenwand beschränkt zu sein, im übrigen werden einfach die Kloakenränder aufeinander gepreßt[25], bei Eidechsen und Schlangen treffen wir dann endlich auf wohl gesonderte Begattungsorgane[26]. Auch sie gehören der Kloakenwand an und stellen im Ruhezustand eingestülpte Schläuche oder Säcke dar, die hinter dem Kloakenspalt unter der Haut der Schwanzwurzel in einer häutigen Tasche gelegen sind, diese Schwanzregion daher beim Männchen stärker gewölbt hervortreten lassen. Ihr vielleicht auffallendstes Merkmal ist die Paarigkeit, wie sie ganz allgemein bei allen Eidechsen und Schlangen anzutreffen ist. Bei voller Erektion ragen sie zu beiden Seiten als voluminöse Gebilde aus dem Kloakenspalt vor, bald als gedrungene Wülste wie bei den Eidechsen (Fig. 218), bald als längliche Schläuche wie beim Scheltopusik (Fig. 219) oder bei den

Schlangen. Manche der letzteren zeigen dann die weitere Eigentümlichkeit, daß die paarigen Organe nochmals zweigeteilt sind, jeder Penisschlauch in zwei Gabeläste sich spaltet, so bei den Klapperschlangen (Fig. 220) und Vipern, bei manchen Pythonarten. Solche Spaltungen können übrigens gelegentlich auch bei Eidechsen auftreten, bei Anolis, Doryphorus und anderen. Für das äußere Relief der erigierten Penisorgane am kennzeichnendsten ist eine tiefe und enge Rinne, die Samenrinne, welche in der Kloakenwand ihren Ursprung nimmt, sich nach auswärts wendend auf den Penis übertritt und dessen Außenfläche in gewundenem oder selbst spiraligem Verlaufe bis zur Spitze durchzieht. Ziemlich allgemein ist ferner

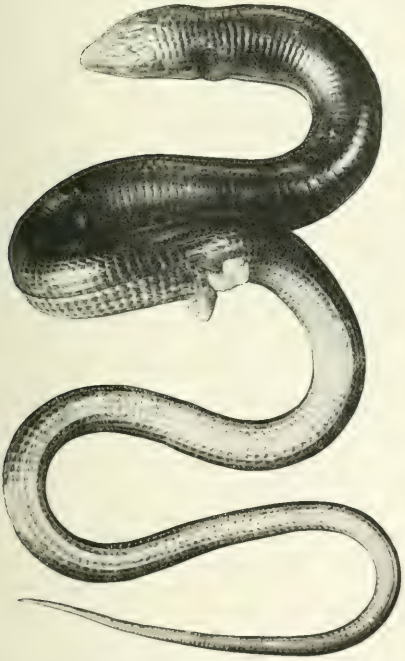


Fig. 219. Männlicher Scheltopusik (Pseudopus apus) mit erigierten Penisorganen. (Nach der Photographie eines im Phyletischen Museum zu Jena aufgestellten Exemplars.)

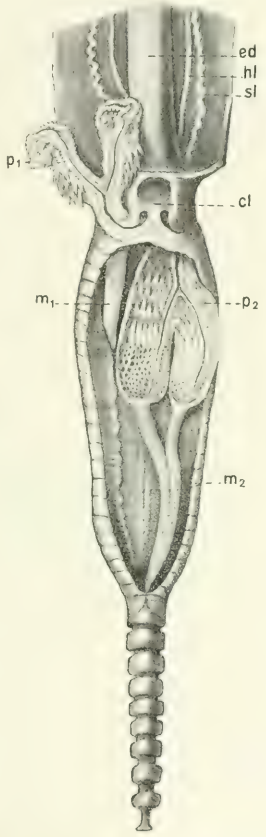


Fig. 220. Begattungsorgane einer männlichen Klapperschlange (Crotalus horridus). (Nach Joh. Müller[26].) cl Kloake, ed Enddarm, hl Harnleiter, m Rückziehmuskel, sl Samenleiter. Rechter Penis (p_1) ausgestülpt, linker (p_2) in seiner natürlichen Ruhelage, aber aufgeschnitten.

ein stacheliger Epithelüberzug anzutreffen, derselbe macht bei Schlangen vielfach einem Besatz verkalkter Stacheln Platz (Fig. 220).

Die Vorstülpung der in der Schwanzwurzel ruhenden Penisschläuche erfolgt zunächst unter dem pressenden Druck kräftiger Muskelhüllen, welche diese Schläuche allseitig umschließen. Sie erscheinen dann zunächst als schlaffe Säcke, schwellen aber bald zu prallen voluminösen Organen an, und das unter der Wirkung einströmender Lymphflüssigkeit, die sich in einem von Muskel- und Bindegewebsfasern durchsetzten System von Hohlräumen anstaut[27]. Es tritt die volle Erektion erst während und nach der Einführung in die weibliche Kloake ein und diese Einführung selbst erfolgt stets nur einseitig unter Verwendung eines einzigen der paarigen Organe. Die äußeren Formen der ge-

Fig. 221. Stellung eines Pärchens der Lacerta viridis unmittelbar vor der eigentlichen Begattung. (Nach Collin de Plancy[28].)

schlechtlichen Vereinigung sind verschieden. Bei den Eidechsen[28] beißt sich das Männchen mit seinen Kiefern in den Weichen des Weibchens fest, krümmt seinen Körper nach hinten gegen die Schwanzwurzel des Weibchens hin, tritt mit einem Hinterbein darüber hinweg und preßt so den Körper des Weibchens fest an sich (Fig. 221). Erst jetzt beginnt die eigentliche Vereinigung der Geschlechtsteile. Es drängt das Männchen die Bauchfläche seiner Schwanzwurzel von unten her gegen die gleiche Körperregion des Weibchens und bringt in schräger Haltung dieser Schwanzwurzel die eine Seite seiner Kloake mit der des Weibchens in Berührung. Auf dieser Seite, und auf dieser allein, tritt der Penisschlauch hervor und senkt sich unter allmählicher Erektion in die vorgewulstete Kloakenspalte des weiblichen Tieres ein, worauf beide Tiere kürzere oder längere

Zeit unbeweglich verharren. Ob rechter oder linker Penisschlauch benutzt wird, das hängt ganz von der Anfangsstellung ab, die beide Tiere einnehmen. Steht das Männchen rechts vom Weibchen und tritt es mit seinem linken Fuß über den Körper des Weibchens hinweg, so wird stets der linke Penisschlauch benutzt, bei entgegengesetzter Stellung der rechte.

Im ganzen ähnlich verhalten sich die Blindschleichen[29]. Hier ergreift das Männchen sein Weibchen mit den Zähnen im Nacken und beide Tiere bleiben dann nach erfolgter Vereinigung der Geschlechtsteile mehrere Stunden mit gestreckten Körpern nebeneinander liegen. Anders ist es bei den Schlangen[29], wo die Körper beider Tiere sich mehrfach umwinden und stundenlang in innigster Umschlingung verharren. Ja, man hat sogar beobachtet, wie bei der Kreuzotter sich mehrere kopulierende Paare in einem gemeinsamen Knäuel vereinigen, wie bei der Klapperschlange gar zwanzig, dreißig und noch mehr Individuen sich in unentwirrbarem Haufen verschlingen können. Bei der Einleitung der eigentlichen Paarung versucht das Männchen, wie es bei der Ringelnatter beobachtet worden ist[30], unter zuckenden, fast peitschenförmigen Schwingungen des Schwanzes seine Kloake mit der des ruhig daliegenden Weibchens zu vereinigen, worauf dann eine ganz allmähliche Entfaltung und Schwellung des Penisschlauches von der Basis her unter stetigem langsamen Eindringen in die weibliche Kloake stattfindet.

Während der Dauer der geschlechtlichen Vereinigung verharrt der eingeführte Penisschlauch in Erektion, unter Benutzung der äußeren Samenrinne fließt dabei der Samen aus der männlichen Kloake in die weiblichen Geschlechtswege über. Zur Erhaltung des Erektionszustandes, der ja durch die angestaute Lymphflüssigkeit hervorgerufen wird, findet sich bei manchen Geckonen[31] ein eigenartiges halbmond- oder nierenförmiges Knochenstück jederseits unmittelbar unter der Haut der Schwanzwurzel so gelagert, daß es die Peniswurzel wie eine Hohlrinne umgreift und unter entsprechender Muskelwirkung einen Druck auf dieselbe auszuüben vermag, mithin als eine Art Sperrknochen ein vorzeitiges Zurückfließen der Erektionsflüssigkeit verhindert. Man hat solche Sperrknochen beobachtet bei den Männchen von Phyllodactylus, von Phelsuma und Tarentola, bei den Weibchen fehlt jede Spur derselben.

Ist die Samenübertragung vollendet, so wird das eingeführte Begattungsglied wieder zurückgezogen. Und dies erfolgt, nachdem die Erektionsflüssigkeit abgeflossen ist, in erster Linie durch die Tätigkeit eines starken Retraktormuskels, der von den hinteren Schwanzwirbeln entspringt und am Hinterende des eingestülpten Penisschlauches inseriert (Fig. 220). Bei der Umstülpung des Schlauches kommt der Muskel naturgemäß mit seiner Ansatzstelle an dessen Spitze zu liegen, von hier aus vermag er dann auch beim Zurückrollen des Penis am wirksamsten seine Betätigung zu vollziehen.

Ganz unmittelbar läßt sich auf die Penisschläuche der Eidechsen zurückführen das Begattungsorgan der Vögel. Es ist eine nur geringe Zahl von Vögeln, die überhaupt ein besonderes Begattungsorgan aufweisen; um sie gleich zu nennen, es sind die straußartigen Vögel, weiter die Entenvögel, es sind die Hokkos (Crax und Penelope) sowie die Crypturiden mit der Gattung Tinamus. Überall hier

ist aber nun das Begattungsorgan unpaar, liegt als solches auf der ventralen Wand der äußeren Kloakenkammer, des sog. Proktodäums. Seinen Bau wollen wir zunächst an dem Penis der Hausente studieren[32].

In erigiertem Zustande ragt der Penis der männlichen Hausente als ein überaus umfangreiches Gebilde aus der Kloakenspalte hervor, dieselbe mit seinem Umfange ganz erfüllend (Fig. 222). Seine Basis bildet die zum Teil mit umgestülpte Kloakenwand, er selbst erscheint als ein nach vorn umgeschlagener, spiralig gewundener und gedrehter, fast wurmförmiger Körper. An seinem

Fig. 222. Hinteres Körperende eines Enterichs mit voll erigiertem Penisschlauch. In Seitenansicht. (Nach Liebe[32].)

Aufbau haben zwei umeinander gedrehte Wülste teil, die beide als prall geschwellte Schenkel der ventralen Wand des Proktodäums ansitzen und sich in spiraligen Windungen bis zur Spitze des Organes fortsetzen (Fig. 223). Von diesen beiden Wülsten ist vom Anfang an der linke bedeutend stärker als der rechte, sie schließen zwischen sich ein eine gleichfalls spiralig verlaufende Rinne, die bis zur Spitze dreieinhalb bis viereinhalb Windungen beschreibt. Für das äußere Oberflächenrelief wäre endlich noch bemerkenswert das Auftreten spitzer Horn-

leisten, die besonders in der Umgebung der Rinne stark ausgeprägt sind und die Oberfläche hier beim Anfühlen hart und rauh erscheinen lassen.

Die äußere Begattungsform unserer Enten[33] ist ganz die gleiche, wie wir sie früher schon von den Vögeln im allgemeinen kennen lernten. Die weibliche Ente streckt sich regungslos flach aus, der Enterich steigt auf ihren Rücken, er-

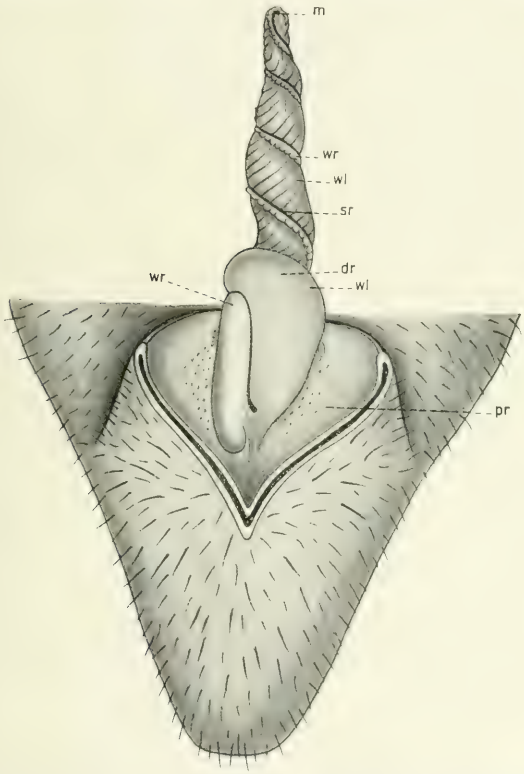


Fig. 223. Hinteres Körperende eines Enterichs mit erigiertem Penisschlauch. Das Proktodäum (pr) ist aufgeschnitten und nach vorn übergeklappt. (Kombiniert nach Liebe[32].) dr durchscheinender Drüsenschlauch des Inneren, m dessen Mündung, sr Samenrinne, wl linker Hauptwulst, wr rechter Rinnenwulst.

greift sie mit seinem Schnabel an der Kopfhaut und drückt nun, während die Ente den Schwanz hebt, seinen Hinterkörper schräg von oben gegen die weibliche Kloake. Dabei wird zunächst nur das Proktodäum vom Männchen vorgestülpt, und erst wenn dieses sich fest der Kloakenspalte des Weibchens angelegt

hat, dringt der vorgewölbte basale Teil des Begattungsgliedes in die weiblichen Kloakenräume ein und entrollt sich dann der gesamte Penisschlauch ins Innere. Sowie das geschehen ist, fällt der Enterich seitlich von der Ente herab, beide Vögel bleiben noch einen Augenblick derart vereint liegen, worauf die Trennung erfolgt. Und während dieser Zeit ist nun die Übertragung des Samens geschehen. Derselbe wird aus den Mündungen der Samenleiter zunächst in den Mittelraum der Kloake, in das Urodäum ergossen, von hier unmittelbar vom Anfangsteil der Samenrinne des Penis aufgenommen und entlang dieser Rinne, deren Wulstränder sich zu einer förmlichen Röhre zusammenschließen, bis zur Spitze geleitet. Hier mischt sich dem Samen das Sekret einer besonderen Drüse bei, welche an eben dieser Spitze mit trichterförmiger Mündung sich öffnet und als derbwandiger Schlauch das Begattungsorgan in seinem Inneren fast der ganzen Länge nach durchzieht (Fig. 223). Ihr Drüsensekret mag wohl gleichzeitig dazu dienen, die Schlüpfrigkeit des einzuführenden Penisschlauches zu erhöhen.

Von besonderer Bedeutung für die morphologische Auffassung des Entenpenis ist der eigentliche Erektionsvorgang. Es stülpt sich zunächst das Proktodäum nach außen vor, dann schwellen die basalen Schenkelwülste zu prallen Vorwölbungen an und zuletzt erst rollt sich mit einem Ruck der eigentliche Penis aus und nimmt die Form eines prall gefüllten Schlauches an. Das alles geschieht nun unter der ausschließlichen Druckwirkung eintretender Lymphflüssigkeit[31]. Dieselbe wird abgeschieden aus dem Blute, unter der Vermittelung zweier zu beiden Seiten des Urodäums gelegener Hohlräume, die von einer zarten Membran umschlossene Lymphbildungsräume darstellen. Als solche tragen sie an ihrer Wand einen braunroten gefäßreichen Körper, der in seiner Gesamtheit ein in den Verlauf der Arteria pudenda interna eingeschaltetes feines Arteriengeflecht vorstellt. Im Bereiche dieses Gefäßgeflechtes tritt unter dem Einfluß des Sympathicus durch einen echten Sekretionsvorgang Lymphflüssigkeit aus dem Blute in die genannten Lymphbildungsräume über und wird von hier durch enge Öffnungen unmittelbar in das Innere des Penisschlauches weiter geleitet. Und dieses Innere stellt in Wirklichkeit während der Erektion nichts anderes als einen gewaltigen Lymphraum dar, der nur spärlich von einem Balkenwerk elastischer Fasern durchzogen und gestützt wird (Fig. 224). Blutflüssigkeit hat mithin gar keinen Anteil an der Schwellung des Organes, es sind an ihm eigentliche Blutgefäße überhaupt nur ganz spärlich entwickelt.

Bei der Rückkehr in die Ruhelage fließt zunächst die Lymphflüssigkeit ab, aufgenommen von den Beckenlymphgefäßen, zugleich fällt unter der Wirkung des elastischen Balkenwerkes des Inneren die Wand des Penisschlauches zusammen und endlich tritt nun noch ein besonderer elastischer Faserstrang in Tätigkeit, der im Inneren die Achse des Organs bis zur Spitze durchzieht, sich anlehnend an die Wand des Drüsenschlauches und basalwärts einen festen Ansatz gewinnend an einem der Wurzel des Penisschlauches eingefügten knorpelharten faserigen Körper. Dieser elastische Faserstrang zieht sich nach dem Aufhören des Druckes der Schwellflüssigkeit zusammen wie ein Gummiband, er reißt dabei die Spitze des Schlauches mit sich und rollt ihn so von außen nach innen ein.

Besondere Rückziehmuskeln besorgen dann die völlige Verlagerung ins Innere zurück.

Wenden wir uns vom Einzelfall der vergleichenden Betrachtung[35] zu, so ist zunächst festzustellen, daß bei allen Anatiden ein derart gebautes und funktionierendes Begattungsorgan entwickelt ist. Es erreicht wohl bei Anas boschas mit etwa zehn Zentimeter Länge das Maximum seiner Ausbildung, ist schon bei Gänsen bedeutend kleiner und noch kleiner beim Schwan, wo sogar die äußere Samenrinne in Wegfall gekommen ist. Bei Anas querquedula endlich ist das Organ gar fast rudimentär, es erreicht nur noch eine Länge von zehn bis zwölf Millimetern und ermangelt des inneren Drüsenschlauches. Der Penis der

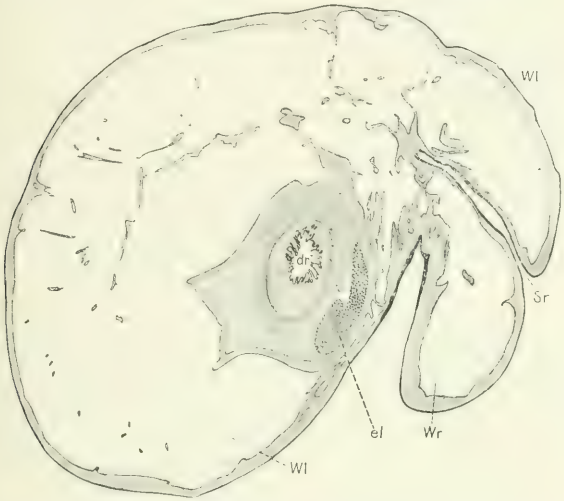


Fig. 224. Querschnitt durch den erigierten Penisschlauch eines Enterichs. (Nach Liebe[32].) dr innerer Drüsenschlauch, el elastischer Faserstrang, sr Samenrinne, wl linker Hauptwulst, wr rechter Rinnenwulst.

Hokkos scheint sich völlig dem Anatidentypus anzuschließen, auch hier liegt ein vorstülpbarer, spiralig gewundener und mit einer äußeren Samenrinne ausgestatteter Penisschlauch im äußeren Kloakenraum, das gleiche gilt für die Gattung Tinamus, wo indessen der Drüsenschlauch wiederum fehlt.

Unter den Ratiten scheint nach den bisher vorliegenden Untersuchungen das Begattungsorgan von Apteryx, von Dromaeus und Casuarius sowie von Rhea americana wohl gleichfalls auf den Anatidentypus zurückführbar zu sein, kaum ist das aber bis jetzt möglich für das überaus voluminöse Begattungsglied der afrikanischen Strauße, der Gattung Struthio. Die alten Untersuchungen sprechen von fibrösen Körpern und kavernösem Schwellgewebe als wesentlichen Bestand-

teilen des Organes, und das postuliert einen grundverschiedenen Bau, eine grundverschiedene Erektionsform. Vor einem erneuten Studium läßt sich ein sicheres Urteil nicht abgeben.

Bei den übrigen Vögeln ist dann zumeist keine Spur eines Begattungsorganes mehr anzutreffen, dann erfolgt die Samenübertragung in der einfachen, im achten Kapitel (S. 184) bereits ausführlich beschriebenen Weise. Man hat beispielsweise Reiher, Taube, Schleiereule, Sperling auf die Anwesenheit eines Begattungsorganes untersucht und nichts Entsprechendes gefunden, bei anderen war dann wenigstens noch ein winziges Rudiment nachweisbar. So bei den männlichen Hühnervögeln, wo ein kleiner, bei Haushahn und Truthahn noch ein bis zwei Zentimeter lang vorragender Höcker der Kloakenschleimhaut dem rudimentären Begattungsglied entspricht. Ein kleiner zungenförmiger Peniskörper soll beim Löffelreiher noch vorhanden sein, ähnliches wird von einigen größeren Raubvögeln behauptet. Allgemeiner scheint nur embryonal noch die Anlage eines Penis aufzutreten, man hat eine solche außer bei Gallus noch festgestellt bei Corvus corone, bei Monedula turrium und bei Fulica atra.

Ein gänzlich anderer Typus von Begattungsorganen tritt uns bei einer zweiten Gruppe von Reptilien entgegen, bei den Krokodilen[36] und bei den Schildkröten[37]. Das Organ ist hier stets unpaar, erhebt sich von der Ventralseite der äußeren Kloakenkammer und erscheint bei den Krokodilen als ein von den Seiten her etwas abgeplatteter zylindrischer Körper (Fig. 225), bei den Schild-

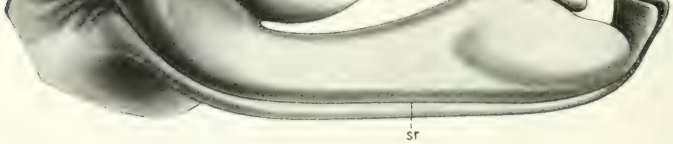


Fig. 225. Penis von Crocodilus madagascariensis, in Seitenansicht. (Nach Voeltzkow[36].)
sr Samenrinne

kröten als ein stumpfer, dorsoventral zusammengedrückter Zapfen (Fig. 226). Der Dorsalseite des Peniskörpers entlang verläuft eine Samenrinne, welche bei den Krokodilen sich über die eigentliche Penisspitze hinaus fortsetzt auf einen Vorsprung, den man mit dem Ausguß einer Kanne verglichen hat, welche Rinne bei den Schildkröten stets vor der Spitze endet (Fig. 226B), hier aber zuweilen mancherlei Eigenarten im einzelnen zeigen kann. So ist die Samenrinne beispielsweise bei Trionyx (Fig. 226A) doppelt angelegt und verteilt sich beiderseits unter nochmaliger Spaltung auf Seitenzipfel des Peniszapfens.

Von grundsätzlicher Bedeutung für die morphologische Auffassung dieses Penisorganes ist sein innerer Aufbau. Da treffen wir als wichtigste stützende

Grundlage starke paarige Platten aus fibrösem Bindegewebe, die an ihren inneren Enden mit den Sitzbeinen des knöchernen Beckengürtels fest verwachsen sind, zu beiden Seiten das ganze Organ durchziehen und bis zur Spitze reichen, wo sie zu einer unpaaren Platte verwachsen. Dazu tritt dann ferner als ein durchaus selbständiger Komplex ein aus kavernösen Bluträumen gebildetes Schwellgewebe, das zunächst die Samenrinne als eine dünne Schicht umkleidet und dann

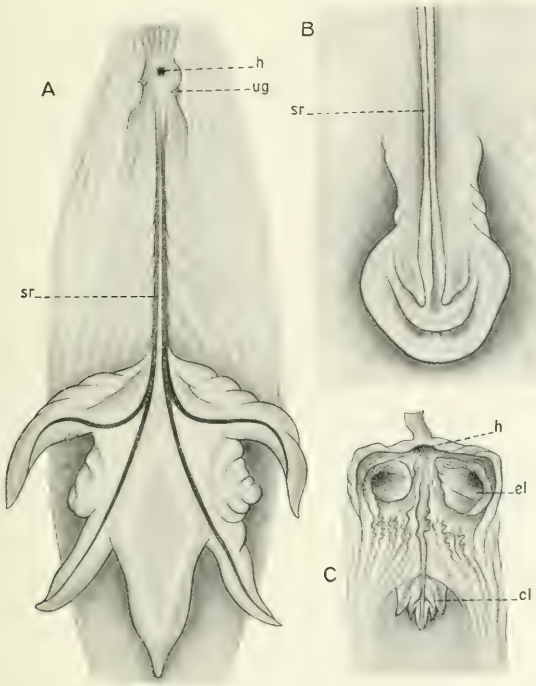


Fig. 226. Begattungsorgane verschiedener Schildkröten: A Penis von Trionyx triunguis, B Penis von Testudo calcarata, C geöffnete weibliche Kloake von Trionyx sinensis mit Clitoris. (Nach SCHMIDTGEN[37].) cl Clitoris, el Mündung des Eileiters, h Mündung der Harnblase, sr Samenrinne, ug Urogenitalpapille.

auf der Penisspitze beträchtliche Ausdehnung gewinnt. Dieses Schwellgewebe – hier ein unmittelbarer Bestandteil des Blutgefäßsystems, dessen Gefäße sich direkt in seine zusammenhängenden venösen Bluträume öffnen – dient einmal bei seiner Füllung mit Blutflüssigkeit zur Vergrößerung und zur Festigung des ganzen Organs, hat weiter die wichtige Aufgabe, die tiefe Samenrinne durch Zusammenpressen ihrer peripheren Ränder nach außen hin zu einem Rohre

abzuschließen und damit der Samenübertragung eine erhöhte Sicherung zu gewähren. Der Weg der Samenflüssigkeit wird eben auf diese Weise zu einem tatsächlich allseitig geschlossenen Kanal, der von dem Kloakenraum mit den Urogenitalmündungen bis zur Penisspitze reicht.

Weniges nur wissen wir über die äußeren Begattungsformen dieser Tiere. Bei den Krokodilen sind wir ganz auf indirekte Berichte angewiesen[38]. Da soll nach Angabe der Einwohner Madagaskars das hier lebende Krokodil sich in der Weise begatten, daß das Männchen sich schräg über das Weibchen legt, seinen Schwanz von oben her unter den des Weibchens krümmt und so den Penis in die weibliche Kloake einführt. Nach den Erzählungen anderer soll das Nilkrokodil sein Weibchen auf den Rücken wälzen, somit Bauch gegen Bauch die Begattung vollziehen. Bildlich findet sich eine solche Paarungsstellung zweier übereinander liegender Krokodile wiedergegeben auf einem ägyptischen Relief des alten Reiches[39]. Bestimmtere Beobachtungen liegen über die Schildkröten vor[40]. Stets sitzt da bei der Paarung das Männchen auf dem Rückenpanzer des Weibchens, wobei ihm sein leicht ausgehöhlter Bauchpanzer die Festigkeit des Sitzes erhöht. Häufig, wie etwa bei der griechischen Landschildkröte, läßt sich das mit den Vorderbeinen festgeklammerte Männchen erst längere Zeit umherschleppen so lange bis das Weibchen sich willfährig zeigt. Dann tritt der dunkelgraue, an Größe und Dicke einem Schildkrötenbein kaum nachstehende Penis hervor und wird in die weibliche Kloake eingeführt, worauf das Männchen in ruhiger Haltung auf dem Rückenschild des Weibchens verharrt.

Innerhalb der Klasse der Reptilien sind somit zwei ganz verschiedene Typen von Kopulationsorganen zu unterscheiden. Auf der einen Seite die ausstülpbaren, durch Lymphe schwellbaren Penisschläuche der Eidechsen und Schlangen, auf der anderen Seite die ihrer Form nach kaum veränderlichen, durch fibröse Stützorgane gefestigten, durch sich stauende Blutmassen schwellbaren Peniskörper der Krokodile und Schildkröten. Und wie mit den Penisschläuchen der Eidechsen ganz zweifellos der Penis der Entenvögel und mancher anderer Vogelformen in allerengsten Zusammenhang zu bringen ist[41], in vollstem Einklang mit der phyletischen Ableitung der Vögel aus eidechsenartigen Vorfahren (Archaeopteryx), so hat auch der Penis der Krokodile und Schildkröten eine Weiterbildung erfahren in dem Penis der Säugetiere. Auch da besteht Einklang mit den phyletischen Beziehungen. Hat man doch neuerdings sogar versucht, Endtypen dieser Reptilien und Anfangstypen der Säugetiere in einer besonderen Wirbeltierklasse zu vereinigen. Den Paratheria Jaekels[42] gehören neben einigen fossilen Ordnungen die Schildkröten und die Monotremen an. Und das Begattungsglied der letzteren läßt in der Tat noch recht nahe Beziehungen zu dem Schildkrötenpenis erkennen[43]. Es liegt im Ruhezustand tief in eine Kloake zurückgezogen, stellt wiederum eine Differenzierung der ventralen Kloakenwand dar und zeigt ganz die gleiche Tendenz einer Aufspaltung des distalen Endes, und damit zugleich der Samenausführgänge, in eine größere Zahl von Seitenzipfeln, wie wir es eben erst von dem Schildkrötengenus Trionyx kennen gelernt haben. Beim Ameisenigel sind vier solcher Endlappen vorhanden

(Fig. 227), auf ihnen mündet der vielfach in kleinere Kanäle sich spaltende Samenausführgang in zahlreichen Poren aus, beim Schnabeltier ist die Penisspitze zweigeteilt (Fig. 230A). In einem freilich zeigt sich auch hier bei den Monotremen schon der grundsätzlich höhere Zustand des Säugetieres, die Samenrinne der Schildkröten ist jetzt aus einem nur temporär und nur funktionell in die Erscheinung tretenden Rohr zu einem wirklichen Rohr geworden, zu einem das Innere des Begattungsorganes durchziehenden Kanal, ein Zustand, dessen morphologische Entstehung überaus einfach vorstellbar ist durch Verlöten der Ränder der Samenrinne. Und noch ein zweites grundsätzlicher Art ist hinzugekommen. Die fibrösen Platten des Inneren, die bei den Reptilien reine Stützplatten waren, sie sind jetzt zu blutaufnehmenden und blutstauenden Schwellkörpern geworden, sie wirken zusammen mit einem mehr peripher gelegenen System kavernöser Räume als schwellender Apparat des ganzen Organes.

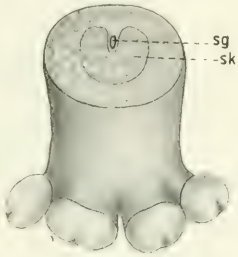


Fig. 227. Penis des Ameisenigels (Echidna hystrix) (Nach Vlacovic[43] und Disselhorst, 1904[43].) sg Samenausführgang, sk Schwellkörper.

Für die morphologische Analyse der überaus mannigfach gestalteten männlichen Begattungsorgane der höheren Säugetiere wollen wir zunächst eine sichere Grundlage durch Betrachtung eines Einzelfalles zu gewinnen suchen. Das Beispiel sei das menschliche Begattungsglied[44]. In funktionsbereitem, also erigiertem Zustand (Fig. 228) stellt sich dasselbe als ein starrer zylindrischer Körper von rundlichem Querschnitt dar, der mit seiner Basis direkt der Bauchwand entspringt, an seinem freien Ende eine mehr oder weniger deutlich abgesetzte Auftreibung, die Eichel oder Glans, trägt. Zu äußerst ist das ganze Organ umschlossen von der Körperhaut, sein innerer Aufbau beruht im wesentlichen auf der Gegenwart der Schwellkörper. Von solchen Schwellkörpern (vergl. Fig. 228 und 229) sind im ganzen drei verschiedene Systeme zu unterscheiden. Das erste System, wir wollen es als das der Stammschwellkörper (Corpora cavernosa penis) bezeichnen, ist paarig und besteht aus zwei zylindrischen Röhren, die mit verschmälerten Anfangsteilen den medialen Beckenknochen ansitzend beginnen, konvergierend sich einander nähern und auf der Rückenfläche des Begattungsgliedes nebeneinander herlaufend bis zur Eichel hinziehen, wo sie zugespitzt enden. Sie sind von einer derben fibrösen Haut überzogen und enthalten im Inneren ein blutreiches kavernöses Schwellgewebe. Ein zweiter Schwellkörper ist ganz unabhängig von diesem ersten System, er liegt ventral von den Stammschwellkörpern, umhüllt als unpaares Gebilde die Harnsamenröhre und möge Urethralschwellkörper (Corpus cavernosum urethrae) heißen. Da wo er frei im Körperinneren mit einer bulbusartigen Anschwellung beginnt, dringt von oben her der die Samenflüssigkeit zuleitende Harnsamenleiter ein, um den ganzen Schwellkörper bis zur Penisspitze zu durchziehen. Und das dritte System endlich ist der gleichfalls unpaare Spitzenschwellkörper (Corpus cavernosum glandis).

Er nimmt das Vorderende des ganzen Penis ein und ruft hier die charakteristische Bildung der Eichel hervor, die man ihrer äußeren Form nach einem um das Vorderende des Urethralschwellkörpers herumgelegten Siegelring verglichen hat, dessen dicke Ringplatte dann dorsal gelegen wäre. Urethral- und Spitzenschwellkörper sind nicht völlig scharf voneinander geschieden, sie stehen nach hinten hin in kontinuierlichem Zusammenhang. Trotzdem müssen beide als durchaus selbständige morphologische Bildungen aufgefaßt werden.

In ruhendem Zustand erscheint das Begattungsglied als ein schlaffes weiches Gebilde, seine allein für die Einführung in die weibliche Vagina taugliche

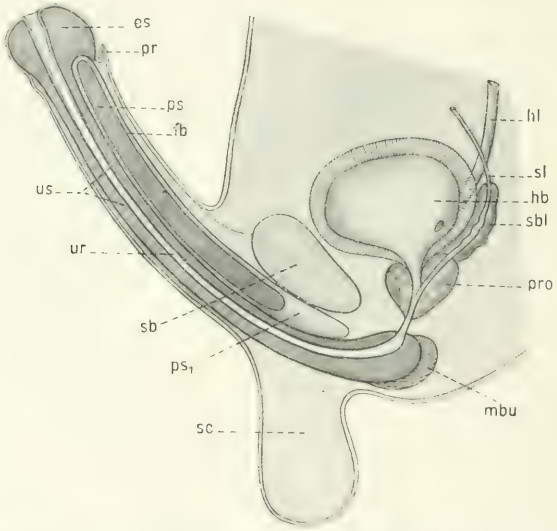


Fig. 228. Längsschnitt durch das männliche Begattungsglied des Menschen, in erigiertem Zustand. (Etwas modifiziert nach Heitzmann[46].) es Spitzenschwellkörper der Eichel, fb fibröse Hülle des Stammschwellkörpers, hb Harnblase, hl Harnleiter, mbu Musculus bulbocavernosus, pr Vorhautfalte, pro Prostatadrüse, ps Stammschwellkörper, ps_1 dessen durchschnittene Beckenansatzpartie, sb durchschnittene Beckensymphyse, sbl Samenblasen, sc Hodensack, sl Samenleiter, ur Harnsamenleiter, us Urethralschwellkörper.

starre Beschaffenheit erhält es einzig durch die physiologische Betätigung der Schwellkörper, die zugleich eine nicht weniger zweckdienliche Volumen- und Längenzunahme des ganzen Organs hervorrufen. Das in der Ruhe herabhängende Glied wird dabei aufgerichtet, es geht in Erektion über, ein Ausdruck, der dann ganz allgemein für den funktionsbereiten Zustand männlicher Begattungsglieder gebräuchlich geworden ist. Die Schwellkörper selbst bestehen histologisch[47] zunächst aus dem kavernösen Gewebe, einem vielfach anastomosierenden bindegewebigen Balkenwerk, in das glatte Muskelfaserbündel eingelagert sind. Die

von dem Balkenwerk eingeschlossenen Hohlräume sind mit Endothel ausgekleidet, in sie führen Arterien, bez. deren Kapillaren das Blut hinein, das während der Erektion hier angestaut bleibt und nachher durch Venen wieder abgeführt wird. Am reinsten ausgeprägt ist das kavernöse Gewebe in den Stammschwellkörpern, im Urethralschwellkörper treten dazu umfangreiche Venengeflechte und im Spitzenschwellkörper der Eichel herrschen solche durchaus vor.

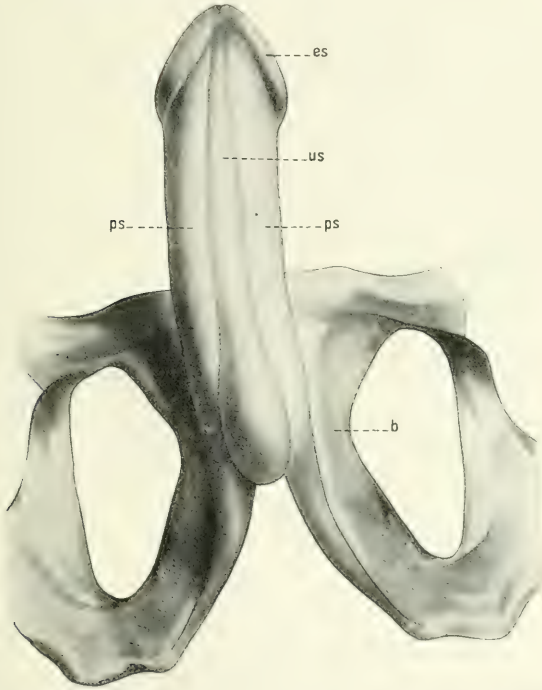


Fig. 229. Schwellkörper des männlichen Begattungsgliedes des Menschen, in ventraler Ansicht. (Nach Bourgery et Jacob[46].) b Beckenknochen, es Spitzenschwellkörper, ps Stammschwellkörper, us Urethralschwellkörper.

Die Stauung des Blutes in den kavernösen und venösen Räumen wird dadurch gefördert, daß einmal unter dem Einfluß nervöser Vorgänge eine Erweiterung der Penisarterien und damit ein vermehrter Blutzufluß eintritt, daß weiter durch Druckwirkungen benachbarter Gewebsteile auf die abführenden Venengefäße der Blutabfluß erschwert oder verhindert wird. Das Andauern des prallen und starren Zustandes der Schwellkörper und damit des ganzen Gliedes wird durch diese besonderen Vorgänge erheblich erleichtert, dazu aber weiterhin noch

dadurch gefördert, daß zu dem Gefäßapparat feste abschließende äußere Hüllen aus derbem Bindegewebe und elastischen Fasern hinzutreten, die besonders bei den Stammschwellkörpern sehr stark entwickelt sind. Der Ausbildungsgrad dieser Hüllen ist von unmittelbarstem Einfluß auf die Festigkeit der Schwellkörper während der Erektion, die weitaus härteste Konsistenz zeigen da die Stammschwellkörper, sie verleihen dem Glied in erster Linie seine starre Festigkeit, die übrigen Schwellkörper bleiben merklich weicher.

Eine Anzahl herausgewählter Beispiele möge zunächst des weiteren die äußere Vielgestaltigkeit des Begattungsgliedes der Säugetiere dartun[48]. Da zeigen sich etwa äußere Anklänge an die Gestalt des Monotremenpenis bei dem zweigespaltenen Begattungsglied der Beuteltiere[49], das im besonderen an die entsprechenden Verhältnisse beim Schnabeltier erinnert (Fig. 230). Die Aufspaltung ist eine vollkommene, im typischen Fall, wie ihn etwa Didelphys marsupialis zeigt, verlaufen auf den medialen Flächen der sich zuspitzenden Spaltenden als Längsrinnen die beiden Hälften des gleichfalls gespaltenen Harnsamenleiters (Fig. 230B). Von dieser tiefen Gabelung der Penisspitze bis zur seichten medianen Einfurchung finden sich alle nur möglichen Übergänge. Es kann von den beiden Gabelästen sich der eine zurückbilden und es entstehen hochgradig asymmetrische Penisformen, wie beispielsweise bei Phalangista (Fig. 230C), wo der Penisschaft sich plötzlich in einen langen, dünnen spitz auslaufenden Fortsatz absetzt, an dessen Basis asymmetrisch die Mündung des Harnsamenleiters gelegen ist. Und auf einen solchen einseitigen Reduktionsprozeß distaler Penisteile ist wohl auch der asymmetrisch gebaute Penis der Känguruhs, der Macropodiden, zurückzuführen, wo die Asymmetrie sich sowohl in dem Bau der Spitze des langen dünnen Penis wie in Lage und Gestalt der Harnröhrenmündung ausprägt.

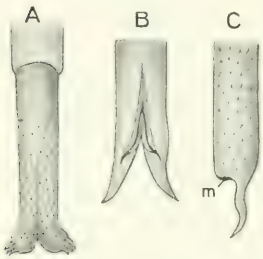


Fig. 230. Penisformen der Monotremen und Beuteltiere: A von Ornithorhynchus, B von Didelphys marsupialis, C von Phalangista lemurina. (A nach Vrolik[13], B und C nach v. d. Broek[19].) m Mündung des Harnsamenleiters.

Derart gespaltene Penisformen sind im übrigen selten. Eine solche wird beschrieben von einem Nagetier, von Haplodon rufus, und bei derselben Säugetierordnung treten zugleich auch sehr stark asymmetrische Penisbildungen auf, bei den Sciuriden (vergl. Fig. 257, S. 270), auch hier sich wahrscheinlich ableitend aus der Rückbildung der einen Spalthälfte eines ursprünglich geteilten Penis[50].

Der menschlichen Penisform am nächsten kommen diejenigen der Primaten[51]. Ganz allgemein sitzt da einem wohl entwickelten zylindrischen Schaft eine mehr oder weniger deutlich sich abhebende Eichel auf (Fig. 231C), die im einzelnen freilich viele Besonderheiten aufweist. Am bemerkenswertesten ist dabei wohl, daß sich die eigentlichen Menschenaffen in ihrer Penisform sehr viel weiter vom Menschen entfernen als viele der echten Affen. Wohl ist beim Gorilla die stark verbreiterte Eichel scharf von dem kegelförmigen Penisschaft

abgesetzt, aber schon beim Schimpansen (Fig. 231 A) ist die kleine Eichel nur wenig verdickt gegenüber dem sehr dünnen und langen Rutenschaft und beim Orang-Utan (Fig. 231 B) nimmt die zylindrische, seitlich zusammengedrückte Eichel zwar einen nicht unbeträchtlichen Teil des ganzen Penis ein, übertrifft den Schaft aber nicht im Durchmesser.

Eine wohl ausgebildete Eichel trägt der Penisschaft der Unpaarhufer[52]. Beim Pferde weist die Eichel in extremer Schwellung (Fig. 232) einen ganz enormen Durchmesser auf, ihr weit vorspringender Rand ist durch eine rinnenartige Vertiefung gegen den Schaft scharf abgesetzt, dazu zeigt ihre Endfläche ein kompliziertes Relief, wie es vor allem in der Ausbildung einer tiefen Eichelgrube zum Ausdruck kommt, aus welcher ein die Harnröhrenmündung tragender Fortsatz vorragt. Diese komplizierte Gestaltung der Eichel erreicht den höchsten

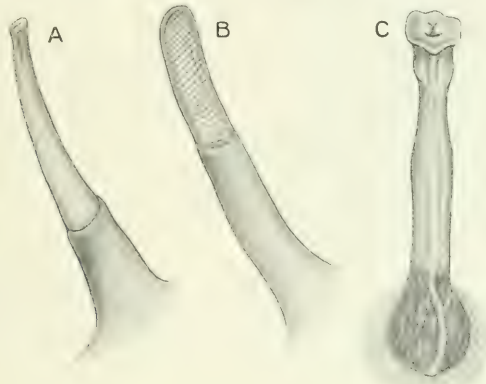


Fig. 231. Penisformen verschiedener Primaten im Erektionszustand: A vom Schimpansen, B vom Orang-Utan, C vom Kapuzineraffen. (Nach Friedenthal[51].)

Ausbildungsgrad bei Tapir und Rhinoceros. Da tritt uns etwa bei letzterem (Fig. 233) die Eichel als ein langer, sich verjüngender Zylinder entgegen, aus dessen Endfläche sich ein pilzförmiger Fortsatz mit der Mündung des Harnsamenleiters erhebt, von dessen Seitenflächen ferner nahe der Rückenlinie zwei mächtige ovale Lappen entspringen, die bei der Erektion den schlaffen Zustand um das Dreifache des Volumens übertreffen.

Sehr variable Verhältnisse bieten die Raubtiere[53]. Bei den Hunden überragt der langgestreckte, spitz auslaufende Eichelabschnitt weit an Länge den kurzen und dünnen Penisschaft (Fig. 239, S. 249), ähnliches gilt von Mardern und Bären, wogegen bei den Katzen die Eichel an dem kurz kegelförmigen Penis so gut wie ganz fehlt. Vollständig fehlt eine Eichel vor allem sämtlichen artiodaktylen Huftieren, also den Paarhufern[54]. Ihre Penisformen zeigen wohl

die größte Mannigfaltigkeit unter allen Säugetiergruppen (Fig. 234). Als Ausgangspunkt müssen wir den Penis der Schweine nehmen (Fig. 234A). Das lange und dünne Begattungsglied läuft hier an seinem zugespitzten Ende in eine linksgewundene, aus etwa anderthalb Windungen bestehende Spirale aus, hat also im Ganzen ein etwa korkzieherartiges Aussehen. Bei den echten Wiederkäuern wird dieser Penistypus aufgenommen von deren ältesten und primitivsten Vertretern, von den Traguliden, wo selbst der Penisschaft eine ganz lockere spiralige Drehung zeigt, die Spitze aber in nicht weniger als fünf Schraubenwindungen gelegt ist. Dann setzt eine Umbildung ein. Bei einer Antilope, bei Tragelaphus sylvaticus, ist diese ursprüngliche Spiraldrehung zwar noch angedeutet in einer S-förmigen, in einer Ebene gelegenen Krümmung der ganzen Penisspitze (Fig. 234B), weiterhin aber wandelt sich der ursprüngliche Spiralabschnitt in einen einfachen Anhang des im übrigen beträchtlich verdickten Penisschaftes um, in den sog. Urethralfortsatz des Begattungsgliedes der Schafe und Ziegen. Da sitzt (Fig. 234C) der Spitze des Penisschaftes ein lang fadenförmiger Anhang auf, welcher seiner ganzen Länge nach von dem Urogenitalkanal durchzogen wird und auf seiner Spitze dessen Mündung trägt. In ihm findet sich sowohl Schwellgewebe wie

Fig. 232. Begattungsglied eines Hengstes unmittelbar nach vollzogener Begattung, mit maximaler Eichelanschwellung. (Nach einer Photographie.)

Fig. 233. Eichel des Begattungsgliedes eines Nashorns (Ceratorhinus sumatrensis), in seitlicher Ansicht. (Nach Forbes[52].)

fibröses Gewebe, so daß er also gleichfalls erektionsfähig ist. An der Ansatzstelle des fadenförmigen Anhanges erhebt sich ein gekrümmter Hautwulst mit runzlicher Oberfläche, er ist wahrscheinlich gleichfalls auf Teile des ursprünglich spiralig gedrehten Penisabschnittes zurückzuführen. Ein Urethralfortsatz tritt in hoher Ausbildung fernerhin beim Moschustier und bei der Giraffe auf, wogegen er innerhalb der Familie der Antilopen eine fortschreitende Rückbildung erfährt — man trifft hier alle nur denkbaren Zustände von einem

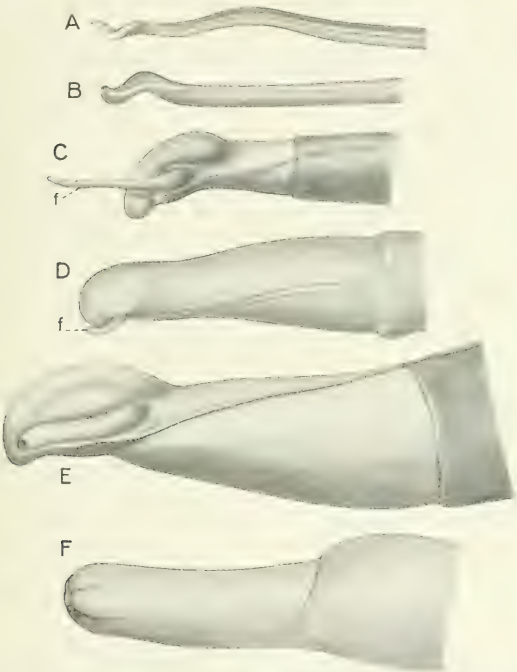


Fig. 234. Penisformen verschiedener artiodaktyler Huftiere: A von Sus, B von Tragelaphus, C von Capra, D von Poephagus, E von Bos, F von Cervus. (A nach Leiserin[64], B, D nach Lönnberg[54], C, E nach Böhm[54], F nach Garrod[51].) f Urethralfortsatz.

sehr langen Urethralfortsatz bis zu fast vollständiger Reduktion desselben —, und er bei den Rindern schließlich nur noch eine kleine Papille darstellt (Fig. 234E). Für die Ableitung des Rinderpenis vom Schaf- oder Ziegenpenis bildet eine vortreffliche Übergangsstufe der Yak, Poephagus grunniens, bei dem der Urethralfortsatz noch als kleines Zäpfchen selbständig vorspringt (Fig. 234D). Deutlich ausgeprägt ist bei allen den genannten Typen die Asymmetrie der Penis-

spitze und auch die ursprüngliche spiralige Drehung des ganzen Gliedes läßt sich noch aufs klarste erkennen an einer niedrigen Hautleiste, der Raphe, welche sich über die ganze Länge des Penisschaftes hinzieht. Bei den Hirschen geht dann auch diese Asymmetrie verloren und die Penisspitze erscheint wieder völlig symmetrisch (Fig. 234F). Angemerkt sei noch in diesem Zusammenhange, daß auch noch bei einer ganz anderen Säugetiergruppe, nämlich bei den Walen, gelegentlich eine solche spiralige Drehung der Penisspitze vorkommt, eine solche ist beschrieben von Phocaena communis[55].

Soviel zunächst über die äußeren Formverhältnisse des Begattungsgliedes der Säugetiere, sein innerer Aufbau zeigt nicht weniger stark wechselnde Zustände. Die formbestimmende Grundlage bilden die Schwellkörper. Von den drei Systemen, die wir oben kennen gelernt haben, sind stets und in allen Fällen vorhanden die Stammschwellkörper die einmal die wesentlichste feste innere Stütze des Gliedes bei der Erektion abgeben, dann aber auch zugleich mit ihren beiden auseinander weichenden Schenkeln die Befestigung am Beckenskelett herstellen. Es fehlt diese Verbindung der Stammschwellkörper primär nur den Monotremen und den meisten Beuteltieren, sekundär den Sirenen[56], wo einfache Muskelzüge die Peniswurzel mit den Rudimenten der Beckenknochen verbinden. Es erscheinen die Stammschwellkörper ganz allgemein als zwei in der oberen Hälfte des Gliedes parallel nebeneinander herlaufende Röhren, umschlossen von starken fibrösen Hüllen. Diese Hüllen können häufig zwischen den beiden Schwellkörpern sich zu einem verbindenden fibrösen Strang ausdehnen und so die beiden Hälften zu einer geschlossenen Einheit zusammenfügen, bei Nagern, Raubtieren, Primaten; es können schließlich sogar die beiderseitigen Schwellkörper selbst zu einem einzigen verschmelzen, bei Beuteltieren, Walen[57] und Huftieren. Überall aber ist die äußere, das eigentliche Schwellgewebe umkleidende fibröse Hülle sehr stark, sie sendet zugleich Bindegewebsfasern in das Innere des Schwellkörpers hinein, und solche nach innen ziehende Bindegewebselemente überwiegen bei Beuteltieren so stark gegenüber den eigentlichen Bluträumen, daß man hier weit eher noch von wirklichen fibrösen Körpern reden kann[58], vergleichbar den fibrösen Platten des Penis der Schildkröten und Krokodile, aus denen diese Stammschwellkörper ja unmittelbar abzuleiten sind. Auch bei höheren Säugetieren kann der fibröse Charakter der Stammschwellkörper in einer sehr starken Hülle und einem dichten inneren fibrösen Balkenwerk sich vereinzelt mit besonderer Schärfe ausprägen, bei den Wiederkäuern, für deren langen dünnen Penis — beim Stier erreicht er in Erektion eine Länge von einem Meter und mehr — eine solche feste innere Stütze besonders notwendig ist.

Ganz allgemein vorhanden ist ferner der Urethralschwellkörper, der mit seinen kavernösen Räumen die Urethra (morphologisch genauer natürlich als Harnsamenleiter zu bezeichnen) umhüllt und dieselbe bis zur Mündungsstelle begleitet. Liegt diese Mündung auf einem Urethralfortsatz, so ist dann dieser Fortsatz von dem Schwellgewebe eben dieses Urethralschwellkörpers erfüllt. Eine fibröse Hülle kommt diesem Schwellkörper in der Regel nicht zu oder zum mindesten nur in ganz schwacher Ausbildung, doch erhält die Harnröhre samt

den umgebenden Schwellgeweben dadurch einen besonderen Halt, daß die Stammschwellkörper sie von oben her umgreifen, sie förmlich in einer von ihnen gebildeten Furche aufnehmen, ja sogar, wie bei den Wiederkäuern, sie völlig einschließen.

Weit schwankender in seinem Auftreten ist der Spitzenschwellkörper[59]. Wo er seine volle Entwicklung gefunden hat, da ruft er stets an der Penisspitze die Bildung einer Eichel oder Glans hervor. Im allgemeinen nahm man wohl bisher an, daß das Schwellgewebe der Eichel nur eine besondere vorderste Differenzierung des Urethralschwellkörpers sei, da beide ja oft in unmittelbarster Verbindung stehen. Doch muß diese Verbindung durchaus als eine sekundäre angesehen werden[60]. Seiner primären Entstehung nach ist das Schwellgewebe der Eichel ein Produkt der äußeren, die Penisspitze überziehenden Haut, in deren Innerem sich in bald schwächerem, bald stärkerem Maße ein erektiles Gewebe ausbildet, das die Enden der Hauptschwellkörper wie ein Mantel umhüllt und bei starker Entwicklung die Anschwellung einer Eichel hervorruft. Das Auftreten einer Eichel ist also ganz und gar abhängig von der Ausbildung dieses Hautschwellgewebes, wo ein solches fehlt oder nur ganz schwach entwickelt ist, da fehlt auch eine Eichel. Damit ist eine völlig klare Definition des morphologischen Begriffs der Eichel gegeben, worüber in der Literatur ein ganz außerordentlich tiefgehender Widerspruch der Meinungen besteht[61]. Einem wohl ausgebildeten Spitzenschwellkörper begegnen wir also überall da, wo eine Eichel äußerlich hervortritt, also beispielsweise beim Menschen, wo er oben bereits beschrieben worden ist, und bei den Primaten, wo er im einzelnen sehr wechselnde Gestalt und Ausbildungshöhe] zeigen kann, weiter beim Pferde wo er eine ziemlich komplizierte Form besitzt und er sich dorsalwärts auf den Stammschwellkörper überschlägt (Fig. 245 S. 253), beim Hunde, wo er in besonders starker Entfaltung als lange zylindrische Röhre den größeren Teil des Penis bildet (Fig. 239, S. 249). Bei anderen Raubtieren tritt er schon stark zurück bei den Hyänen ruft er eine nur relativ kleine Eichel hervor und bei den Katzen ist er auf eine so minimale Anhäufung von Schwellgewebe zurückgebildet, daß eine abgesonderte Eichel äußerlich überhaupt nicht mehr zu erkennen ist. Ganz fehlt ein solcher Spitzenschwellkörper und damit wohl auch eine Eichel allen artiodaktylen Huftieren, an deren Penis also alle oben geschilderten Endauftreibungen und Fortsätze nichts mit einer Eichel zu tun haben*), es fehlt beides

Fig. 235. Männchen von Balaenoptera musculus mit erigiertem Penis. (Nach Yves Delage[62].)

*) Ein Spitzenschwellkörper soll bei manchen Formen als ganz dünner Überzug der Penisspitze vorhanden sein. Solche Angaben sind neuerdings vom Schweine gemacht worden, wo der Schwellkörper einen peripheren Mantel von nur wenigen Millimetern Dicke bilden soll ".

allen Walen, deren mächtiges Begattungsglied sich ohne besondere Differenzierungen stetig verjüngt zu einer relativ dünnen und feinen Spitze, welche die Urethralmündung trägt (Fig. 235). Histologisch besteht das Schwellgewebe der Eichel im allgemeinen aus venösen Gefäßräumen, kavernösen Räumen gemischt mit echten Venengefäßen.

Bei der unvollständigen Konstanz des Spitzenschwellkörpers kann dieser gewissermaßen angesehen werden als ein akzessorischer Schwellkörper, der einer starken Durchdringung der terminalen Hautpartien des Penis mit Bluträumen seine Entstehung und Ausbildung verdankt. Diese Ableitung findet eine Stütze in dem noch sehr viel unregelmäßigeren Auftreten weiterer akzessorischer Schwellkörper bei niederen Typen monodelpher Säugetiere, bei Insektenfressern, Fledermäusen und Nagetieren. Hoch entwickelt sind solche bei manchen Insektenfressern[63]. Da erhebt sich beispielsweise bei den Centetiden über dem eigentlichen Eichelabschnitt (gekennzeichnet durch einen Penisknochen) ein langer spitz zulaufender Zylinder, der von dem Harnsamenleiter durchzogen wird und den weitaus größten, fast fadenförmigen Abschnitt des Penis vorstellt (Fig. 236). Und diese distale Penisspitze erhält ihre Stütze ausschließlich durch ein besonderes mächtiges System schwellbarer Bluträume, das in der äußeren Cutis gelegen keinerlei Beziehungen zu den übrigen Schwellkörpern aufweist und wahrscheinlich durch einfache Vaskularisierung des subkutanen Bindegewebes entstanden ist. Weit verbreitet scheinen solche akzessorische Schwellkörper ferner bei Fledermäusen zu sein[64]. Sie können da zunächst in der Vorhaut gelegen sein (bei Vesperugo), sich dann auch in die eigentliche Eichel hinein erstrecken (bei Plecotus) und schließlich innerhalb der letzteren ein weites Lakunensystem zur Ausbildung bringen (bei Hipposideros und Rhinolophus). Ein akzessorischer Schwellkörper von sehr eigenartiger Form findet sich endlich im Penis der Hunde[65]. Er bildet da den sog. Schwellknoten heraus (Fig. 239, S. 249), eine am proximalen Ende der Eichel zumal bei voller Erektion sehr stark hervortretende Anschwellung, die sich besonders dorsal sowie seitlich von der Harnröhre erhebt und aus einem völlig selbständigen großmaschigen Schwellgewebe besteht. Der Schwellknoten ist von großer Bedeutung für eine bestimmte Phase des Begattungsaktes der Hunde, sein akzessorisches Auftreten erklärt sich hier unmittelbar aus seiner besonderen Funktion (vergl. S. 279).

Fig. 236. Längsschnitt durch den Penis eines Insektenfressers (Centetiden). Mierogale (Nach K[illegible] 1907 [illegible]) as akzessorischer Schwellkörper, k Penisknochen, ps Stammschwellkörper, us Urethralschwellkörper.

Im allgemeinen erreicht die Eichel bei der Erektion nicht die starre Festigkeit, welche die übrigen Schwellkörper und zumal die Stammschwellkörper auszeichnet. Sie erhält daher vielfach noch eine besondere Stütze in Form eines ihre Mitte oberhalb der Harnröhre durchziehenden Knochenstabes, der seit langem als Penisknochen, als Os penis oder Os priapi bekannt ist (Fig. 237)[66]. Es ist dieser Knochen durchaus und stets ein Bestandteil der Eichel, er kann also auch nur da auftreten, wo eine solche Eichel entwickelt ist. Sein Vorkommen beschränkt sich daher auf Insektenfresser, Fledermäuse, Nagetiere, Raubtiere, Halbaffen und Affen. Er erfährt eine Rückbildung, wenn die Eichel rudimentär wird, also etwa bei den Katzen, er fehlt ganz überall da, wo die Eichel überhaupt fehlt, also bei allen artiodaktylen Huftieren und bei den Walen. Daneben ist aber nicht notwendig mit der Ausbildung einer Eichel die Gegenwart eines Penisknochens verbunden, er ist zu missen bei den Pferden, bei den Leporiden unter den Nagetieren, bei den Hyänen unter den Raubtieren, bei Tarsius unter den Halbaffen, bei allen neuweltlichen Affen und beim Menschen unter den Primaten.

Seiner topographischen Lage nach erscheint der Penisknochen als eine unmittelbare Fortsetzung des fibrösen Septums zwischen den beiden Stammschwellkörpern. Häufig besteht ein ganz unmittelbarer Zusammenhang zwischen der fibrösen Hülle der Stammschwellkörper und dem Periost des proximalen Knochenendes, letzteres kann direkt in eine Vertiefung der genannten Schwellkörper eingelassen sein (Fig. 237), oder aber auch umgekehrt, es kann das trichterförmig eingesenkte Knochenende seinerseits den Schwellkörper umfassen, wie beim Eichhörnchen. Demnach pflegt man den Penisknochen in der Regel als eine knöcherne Fortsetzung des bindegewebigen Septums der Stammschwellkörper anzusehen[67], doch hat man[68] wohl mit Recht neuerdings die Ansicht vertreten, daß er in erster Linie als ein verknöcherter Teil des Schwellkörpers der Eichel aufzufassen sei, in welchem die bindegewebigen Fasern des Gerüstwerkes durch Knochenbälkchen ersetzt wären, zwischen denen sich die kavernösen Bluträume noch wohlerhalten zeigen. Die auf der Schwellbarkeit beruhende, durch sie ermöglichte Stützfunktion des kavernösen Körpers wäre also hier durch eine dauernde Verhärtung und Versteifung wesentlich erhöht.

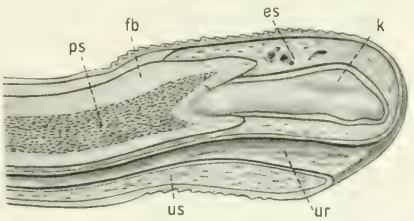


Fig. 237. Längsschnitt durch das Penisende des Orang-Utan. (Nach DE POUSARGUES[51].) es Spitzenschwellkörper, fb fibröse Hülle des Stammschwellkörpers, k Penisknochen, ps Stammschwellkörper, ur Harnröhre, us Urethralschwellkörper.

Seiner äußeren Form nach ist der Penisknochen im allgemeinen ein stäbchenförmiges Gebilde, doch sind mannigfach allerlei Differenzierungen, die im besonderen hinzutreten. Einfach stäbchenförmig erscheint er bei vielen Insektenfressern und Nagetieren, bei Halbaffen und Affen. Bei Menschenaffen (Fig. 231,

237) bildet er ein kleines Knochenstäbchen, bei anderen Affen, wie bei Macacus (Fig. 238B), können seitliche Knochenwülste zu einer recht beträchtlichen Verstärkung führen. Seine größte Formenmannigfaltigkeit erreicht der Penisknochen aber wohl bei den Raubtieren, zugleich auch seine stärkste Entfaltung, in genauem Einklang mit der starken Eichelentwicklung dieser Säuger. Da kann die Stabform bei Galera barbara, einem Musteliden, dadurch modifiziert sein, daß das distale Ende eine wulstig geränderte löffelförmige Verbreiterung aufweist (Fig. 238C); nicht selten erleidet der Stab eine S-förmige Krümmung und kann dann wieder, wie bei Procyon lotor, höckerartige Vorsprünge tragen (Fig. 238D), womit eine förmliche Gabelung angebahnt ist, wie sie fernerhin bei Zibetkatzen, Ottern, manchen Caniden sich zeigt. Bei den Hunden bietet der Penisknochen vielfach noch eine ganz besondere Form, die gelegentlich auch bei anderen Raubtieren auftritt. Er ist rinnenförmig gestaltet (Fig. 238A), trägt auf der Unterseite eine langgezogene Aushöhlung, die sich von oben her über die Harnröhre legt, sie stellenweise förmlich in sich einlagert (Fig. 239). Am distalen Ende läuft die Rinne allmählich aus und dann fügt sich diesem Ende des Knochens noch ein knorpelharter zugespitzter bindegewebiger Fortsatz an, der als Stütze der vordersten Penisspitze dient. Grade hier am Penis der Hunde tritt die besondere Stützfunktion des Penisknochens besonders offensichtlich hervor, die langgestreckte Eichel erreicht durch ihn die starre Festigkeit, welche ihre Einführung in die weiblichen Genitalwege ermöglicht *).

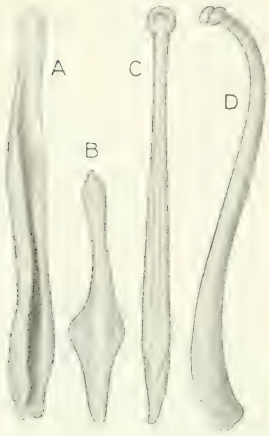


Fig. 238. Verschiedene Formen des Penisknochens: A von Canis familiaris, B von Macacus hecki, C von Galera barbara, D von Procyon lotor. (A nach Pohl, 1911[68], B nach Gilbert[66], C nach Pohl, 1909[68], D nach Gilbert[66].)

Wir haben bis jetzt das Begattungsglied der Säugetiere nur soweit berücksichtigt, als es den funktionsbereiten erigierten Zustand darstellt. Grundsätzlich ist da eigentlich überall seine Form und Lage die gleiche, als ein fleischiger zylindrischer Fortsatz erhebt es sich aus der hinteren Bauchregion des Männchens. Ganz unvergleichlich viel variabler erscheinen aber die äußeren Gestalts- und Lageverhältnisse in ruhendem Zustande, sie sind für das vergleichend-morphologische Verständnis des Begattungsgliedes von größter Wichtigkeit. In Kürze müssen daher auch sie noch besprochen werden[70].

*) Es mag nicht unerwähnt bleiben, daß man einen solchen Penisknochen auch bei einem Reptil nachweisen zu können geglaubt hat, bei dem fossilen Dinosaurier Diplodocus[69]. Man hat da ein bei den Skeletten dieser Saurier hier und da angetroffenes gekrümmtes und am einen Ende zweigespaltenes Knochenstück als Os penis gedeutet, doch birgt diese Deutung einen hohen Grad von Unsicherheit in sich, man muß vielleicht mit größerem Recht in ihm ein Schlüsselbein erblicken.

Fig. 239. Längsschnitt durch den Penis eines Hundes. (Nach Pohl, 1911[66] und Gerhardt[48].) es Spitzenschwellkörper, k Penisknochen, ps Stammschwellkörper, sk Schwellknoten, ur Harnröhre, us Urethralschwellkörper.

Bei den ursprünglichsten Säugetieren, bei den Monotremen, wird das Begattungsorgan in dem gleichen Raum geborgen wie bei den Schildkröten und Krokodilen, nämlich in einer Kloake. Ganz wie dort erhebt sich von der Ventralwand dieser Kloake als eine von dem Samenleiter durchbohrte Papille das Begattungsglied, das aber dann hier im besonderen noch von einer Hautfalte umschlossen wird und so in eine Art selbständiger Tasche zu liegen kommt (Fig. 240 A). Mit der Auflösung der morphologischen Einheit der Kloake, wie sie bei den höheren Säugetieren dadurch herbeigeführt wird, daß sich zwischen dorsales Darmrohr und ventrale Penistasche eine mächtige Schicht mesodermalen Gewebes eindrängt und unter Bildung des sog. Dammes oder Perineums Afteröffnung und Urogenitalöffnung voneinander scheidet (Fig. 240 B), wird die Penistasche mit dem Penis selbständig. Schon bei den Beuteltieren ist diese Trennung vollzogen, wenn auch die ursprünglichen Zustände insofern noch angedeutet sind, als beide an sich selbständige Öffnungen innerhalb eines gemeinsamen Hautwalles gelegen sind (Fig. 240 B). Unter den höheren

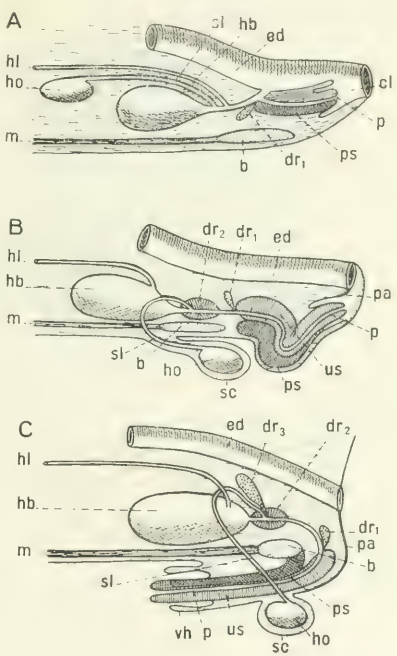


Fig. 240. Die grundsätzlichen Lagerungstypen des Begattungsorganes der Säugetiere: A bei den Monotremen, B bei den Beuteltieren, C bei den höheren Säugern. (Nach Weber[79].) b durchschnittene Beckensymphyse, cl Kloake, dr_{1-3} verschiedene Anhangsdrüsen des Genitalapparates, ed Enddarm, hb Harnblase, hl Harnleiter, ho Hoden, m Bauchmuskulatur, p Penis, pa Perineum, ps Stammschwellkörper, sc Skrotum, sl Samenleiter, us Urethralschwellkörper, vh Vorhaut.

Säugetieren sind es dann vor allem noch die Nagetiere, bei denen wir die verschiedensten Zustände dieses Trennungsvorganges feststellen können (Fig. 241); wenn eine Kloake bei höheren Säugetieren wirklich noch angetroffen wird, wie bei einigen Insektenfressern (Soriciden, Chrysochloris, Centetiden)[71], so ist das sehr wahrscheinlich ein sekundär entstandener morphologischer Charakter. Und die Ausbildung akzessorischer Schwellkörper am Penis dieser Tiere scheint mit dem Vorhandensein der Kloake in Verbindung zu stehen, sie erleichtern infolge ihrer mächtigen Längenausdehnung das Hervortreten des Begattungsgliedes aus dem Kloakenraum während der Erektion.

Wenn die Trennung eingetreten ist, so bleibt die Penistasche zunächst noch durchaus entsprechend ihrer ursprünglichen Lagerung nach hinten gerichtet. So finden wir es bei vielen Beuteltieren (Fig. 240B) und Nagetieren (Fig. 241), so weiter beim Elefanten und bei den Katzen (Fig. 242). Überall

Fig. 241. Längsschnitt durch die Urogenitalorgane eines männlichen Stachelschweines (Hystrix cristata). (Nach Tullberg[66].) af After, bl Eichelblindsack, ed Enddarm, gl Eichel, hbl Harnblase, k Penisknochen, pr Vorhaut, pt Prostatadrüse, sbl Samenblasen, sl Samenleiter, ur Harnsamenleiter.

da tritt noch in überaus charakteristischer Art die nach hinten gewendete ursprüngliche Stellung des ruhenden Begattungsgliedes hervor, die Entleerung des Harns muß bei ihnen nach rückwärts erfolgen (retromeningente Säuger). Erst bei der Erektion ändert sich diese Stellung, bei den Katzen richtet sich der Penis dann direkt nach unten, beim Elefanten schlägt er sich gar nach vorn um.

Bei den meisten höheren Säugetieren zeigt aber nun der Damm eine fortgesetzte nach der Ventralseite gerichtete Wachstumstendenz und diese hat zur Folge, daß in stetig zunehmendem Maße das Begattungsglied samt seiner bergenden Tasche von der Afteröffnung entfernt, nach vorn und bauchwärts verlagert und umgeschlagen wird, so daß schließlich seine bisherige Oberseite zur Unterseite wird (Fig. 240C). Penis und Penistasche schmiegen sich jetzt der Bauchwand als ein mehr oder weniger vorspringender Längswulst an, die Penisspitze und die Mündung seiner Tasche sind jetzt direkt kopfwärts gerichtet. Die bauch-

wärts strebende Verlagerung erreicht wohl ihr Maximum bei den Wiederkäuern, wo beim Stiere beispielsweise die Mündung der Penistasche einen Meter weit vom After entfernt ist.

Aber nun setzt noch ein letzter Prozeß ein. Es ragt zumeist im Ruhezustande aus der Bauchwand nur der von der Penistasche umschlossene Endabschnitt des Penis als ein kleiner Zipfel vor (Fig. 243A), es beginnt aber nun dieses Endstück in seiner Gesamtheit sich nach hinten fortschreitend mehr und mehr von der Bauchwand zu lösen (Fig. 243B) und damit die der Bauchwand einverleibten Teile frei vortreten zu lassen. Ist dieser Prozeß abgeschlossen — und wir können ihn in allen seinen Phasen innerhalb der Primatenreihe verfolgen —, so hängt schließlich der größere Teil des Begattungsgliedes als ein

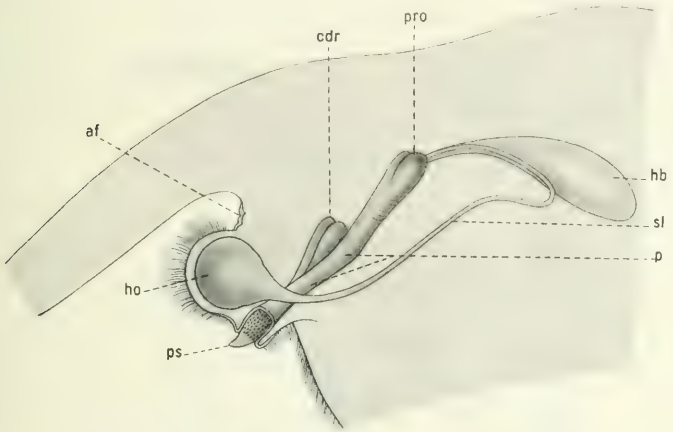


Fig. 242. Topographie der männlichen Begattungsorgane der Hauskatze. (In Anlehnung an Leisering[54] und Martin[72], sowie nach den Angaben von Röder[72].) af After, cdr Cowpersche Drüsen, hb Harnblase, ho Hoden, p Penis, pro Prostatadrüsen, ps freie Penisspitze, sl Samenleiter.

von der äußeren Haut umschlossener Schlauch frei am hinteren Körperende von dessen Bauchfläche herab, das Glied ist zu einem Penis pendulus geworden (Fig. 243C), wie wir ihn in halbvollendeter Ausbildung bei vielen Affen, in vollster Entwicklung beim Menschen antreffen, daneben bei fliegenden Säugetieren, bei Galeopithecus und bei den Fledermäusen.

Die Füllung des Schwellgewebes mit Blut hat nicht nur eine Versteifung der Schwellkörper und damit des ganzen Gliedes zur Folge, es wird dadurch zugleich eine beträchtliche Volumzunahme des Gliedes hervorgerufen. So wächst durchschnittlich beim Menschen[73] der frei herabhängende Penisabschnitt von neun bis zehn Zentimeter Länge auf vierzehn bis sechzehn Zentimeter Länge, und der Umfang der Penismitte schwillt von neun auf zwölf Zentimeter an. Die Schwellkörper haben ihren festen Ansatzpunkt am Becken, sie drängen

also von diesem Punkt aus nach außen vor, wobei ihr vergrößertes Volumen nun auch einen vergrößerten Hautüberzug erfordert. Und dieser wird ihnen geliefert einmal von der überaus elastischen und dehnbaren Haut des Gliedes selbst, weiter aber dann vor allem von der oben wiederholt genannten Penistasche. Dieselbe umschließt normalerweise als eine Hautduplikatur vollständig und allseitig das freie Penisende, man pflegt sie als Vorhaut oder Präputium zu bezeichnen. Als solche ist sie von sehr verschiedener Ausdehnung, ihre Umschlagstelle kann unmittelbar am hinteren Ende der Eichel gelegen sein,

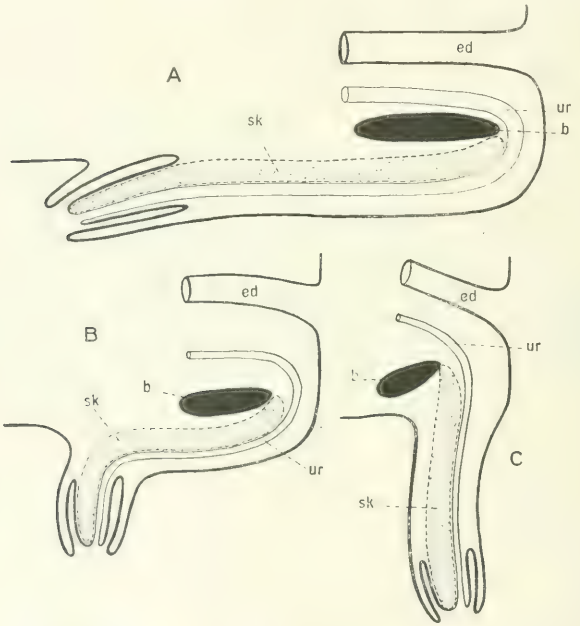


Fig. 243. Schematische Längsschnitte durch die männlichen Kopulationsorgane verschiedener Säugetiere: A des Hundes, B eines Affen, C des Menschen. (Nach Boas[70].) b Beckenschnitt, ed Enddarm, sk Schwellkörper (nur schematisch angedeutet), ur Harnsamenleiter

wie beim Menschen, dieselbe kann aber auch am Penisschaft sehr weit nach hinten rücken, wie bei der Mehrzahl der Affen, wie bei vielen Huftieren. Tritt nun Erektion ein und schiebt sich dabei die Penisspitze vor, so rollt die Vorhauttasche nach außen um, die ganze Vorhautfalte verstreicht und ihre innere Faltenwand fügt sich dem Hautüberzug des Gliedes ein, derselben so beträchtlichen Zuwachs bringend, wie es besser als weitere Worte die beigefügten Schemata der Figur 244 klar erläutern[71].

Bei Säugetieren mit sehr großen und dicken Begattungsgliedern, wie den Pferden etwa, da können nun noch weitere Hautfalten in der Umgebung der Eichel sich ausbilden, dazu dienend, bei der Erektion des Gliedes dessen Verlängerung zu fördern. Da ist bei den Pferden[75] die Eichel zunächst umschlossen von der typischen Vorhaut in Form einer ringförmigen Hautfalte, aber nach außen davon erhebt sich eine zweite Falte, die unmittelbar vor dem Scrotum beginnt und nach vorn fast bis

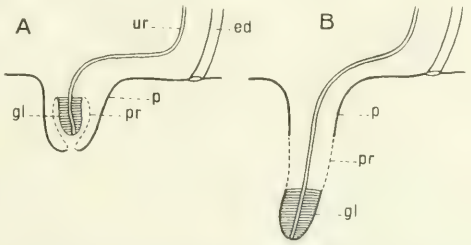


Fig. 244. Schematische Längsschnitte durch den Säugetierpenis: A im Ruhezustand, B in Erektion. (Nach Fleischmann[74].) ed Enddarm, gl Eichel, p Penisschaft, pr innere Wand der Vorhautfalte, ur Harnsamenleiter.

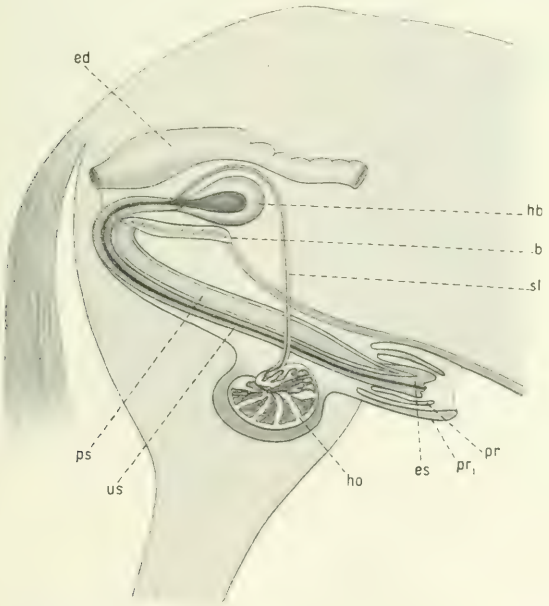


Fig. 245. Topographie der männlichen Begattungsorgane eines Hengstes im medianen Längsschnitt. (In Anlehnung an Ellenberger und Baum[52] sowie Martin[72].) b durchschnittene Beckensymphyse, ed Enddarm, es Eichelschwellkörper, hb Harnblase, ho Hoden, pr Vorhautfalte, pr_1 äußere Hautfalte des Penisschlauches, ps Stammschwellkörper, sl Samenleiter, us Urethralschwellkörper.

zum Nabel reicht, ventralwärts eine freie Falte herstellt, dorsalwärts dagegen mit der Hautbedeckung der Bauchwand verschmilzt (Fig. 245). Die Bedeutung dieses doppelten Faltensystems tritt völlig klar in die Erscheinung im Verlaufe der Erektion. Im Zustande vollendetster Ruhe des Begattungsgliedes ist äußerlich nur die periphere äußerste Hautfalte erkennbar, der Begattungsapparat erscheint durch sie förmlich an der Bauchwand aufgehängt. Wenn das

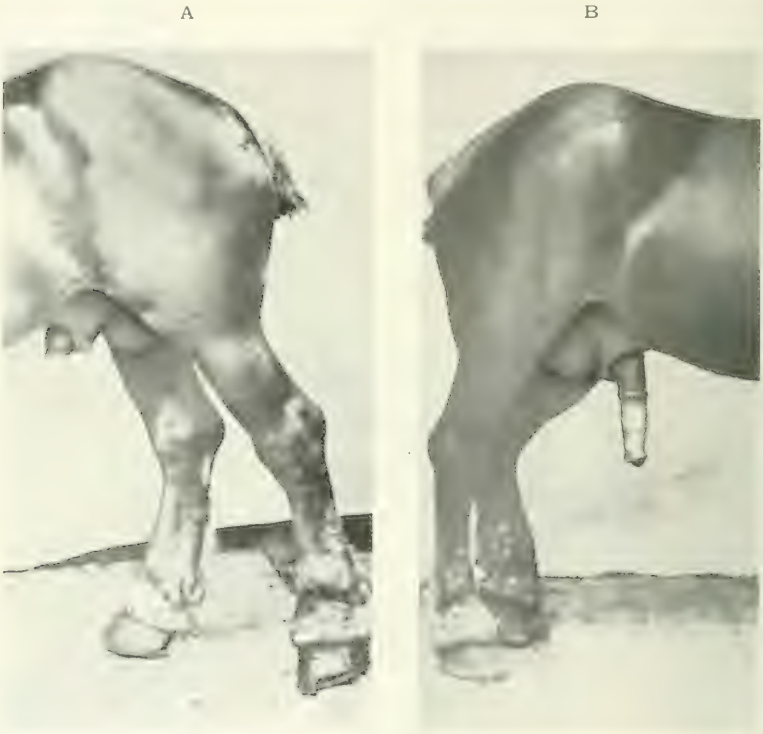


Fig. 246. Drei Phasen der Erektion des männlichen Begattungsgliedes eines Hengstes. (Nach Photographien.)

Glied sich entfaltet, so tritt zunächst ein zipfelförmiges Gebilde vor (Fig. 246A), das aber nun keineswegs etwa die Spitze der Eichel darstellt, sondern die Spitze der noch über die Eichel gelegten Präputialfalte. Erst auf einem zweiten Stadium rollt die Präputialfalte, während sie zugleich völlig vortritt, um, und läßt nun Eichel und einen Teil des Penisschaftes aus sich heraustreten.

wobei die nachlassende Wirkung eines erschlaffenden Retraktormuskels diese Entfaltung fördert, das Glied seiner Schwere folgen läßt (Fig. 246B). Und dann setzt endlich als dritte Phase die eigentliche Schwellung und Erektion ein, sie strafft das ganze Glied zu einem langen, sich gegen die Spitze hin etwas verjüngenden Zylinder (Fig. 246C), an dessen überziehender Hautbedeckung die Anteile der einzelnen Falten noch deutlich abgrenzbar sind. Ihre Bedeutung für die Verlängerung des Hautüberzuges des erigierten Gliedes erhellt daraus ganz unmittelbar.

C

Fig. 246.

Umgekehrt tritt auch der Fall ein, daß die Präputialtasche ganz zurückgebildet wird. Der Fall ist nicht häufig, wir begegnen ihm bei dem Penis pendulus einzelner Fledermäuse, wo bei Vespertilio murinus das Präputium ganz fehlt, ja die freie Eichel dicht mit Haaren, wie sie der übrigen Hautoberfläche zukommen, besetzt ist[76]. Wir begegnen diesem Fall bei einzelnen Edentaten, wo der lange dünne Penis von Dasypus minutus einer Vorhautfalte gänzlich ermangelt[77].

Es kann das erigierte Begattungsglied zuweilen eine so exzessive Längenausdehnung erreichen, daß seine Schwellkörper im Ruhezustand nicht ohne weiteres Platz im Inneren des Körpers finden. Es erscheinen die Schwellkörper alsdann in eine S-förmige Krümmung gelegt, deren Verstreichen bei der Erektion ohne weiteres die bedeutende Längenzunahme des vortretenden Gliedes erklärt (Fig. 247). So ist es ganz allgemein bei den Wiederkäuern, wo im Zusammenhang mit der extremen Verlängerungsfähigkeit des dünnen Penisschlauches eine sehr tiefe Vorhauttasche sich herausgebildet hat, deren inneres Blatt zudem noch vielfach in zahlreiche Querfalten gelegt ist, bei der Entfaltung also einen beträchtlichen Abschnitt der äußeren Hautbedeckung des verlängerten Gliedes übernehmen kann. Es findet sich eine solche S-förmige Krümmung des nicht erigierten Penis weiterhin bei den Schweinen, sie ist anzutreffen bei Walen, wo bei Phocaena communis der Penis förmlich eine kreisförmige Schlinge beschreibt[79]. Der lange Penis des Elefanten erfordert in der Ruhelage sogar zwei

Krümmungen[80], und auch bei den Beuteltieren macht die beträchtliche Länge des Begattungsgliedes eine Knickung im ruhenden Zustand notwendig[81].

Zum Schlusse dieser langen morphologischen Betrachtung muß dann endlich noch eines Muskelapparates gedacht werden, dessen einzelne Teile für die verschiedenen Phasen der Funktion des Begattungsgliedes von größerer oder geringerer Bedeutung sein können[82]. Da ist ein paariges System, das der Musculis ischiocavernosi (Fig. 247 mic), von Wichtigkeit für den Erektionsvorgang,

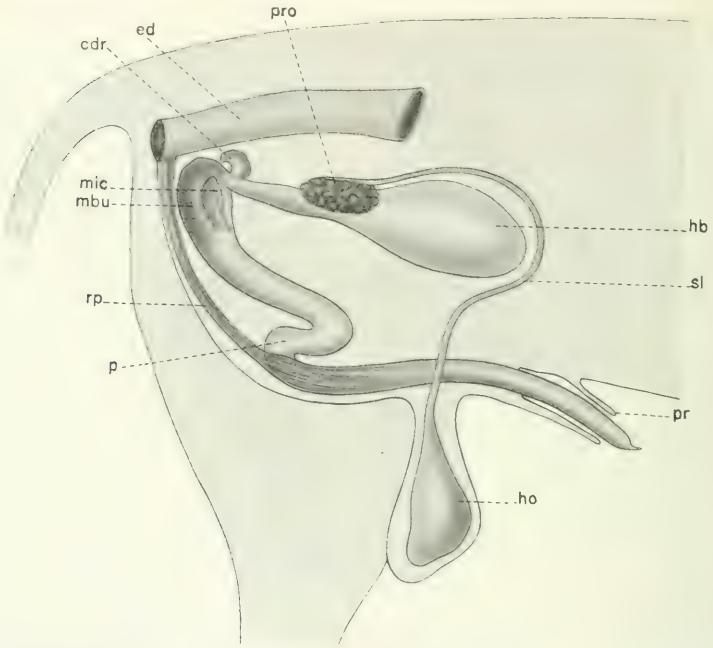


Fig. 247. Topographie der männlichen Begattungsorgane eines Wiederkäuers. (In Anlehnung an Muriè[78].) cdr Cowpersche Drüsen, ed Enddarm, hb Harnblase, ho Hoden, mbu Musculus bulbocavernosus, mic Musculus ischiocavernosus, p Penisschaft, pr Vorhaut, pro Prostatadrüse, rp Afterrutenmuskel, sl Samenleiter

insofern diese Muskeln, vom Becken zur Peniswurzel ziehend, den Anfangsteil des Penis gegen die Beckenknochen pressen und so vor allem den Rücktritt des venösen Blutes aus dem Schwellkörper hemmen. Sich abgliedernde Teile dieses Muskels erfüllen die Funktion besonderer Hebemuskeln des Penis. Ein anderes System wirkt als Retraktor des Penis nach vollzogener Begattung, der Afterrutenmuskel (Fig. 247 rp). Er zieht aus der Afterregion zum Penisschaft und reicht mit seinen Fasern häufig bis fast zu dessen Spitze, er führt den erschlafften

Penis in die Ruhelage zurück. Allgemein ist er bei Huftieren stark entwickelt, beim Elefanten[80] besteht sein System sogar aus nicht weniger als vier Muskeln, denen dann entsprechend starke Hebemuskeln sich anschließen, und bei den Walen[83] erklärt sich die besondere Stärke aus dem Bedürfnis, den Penis in der Ruhelage völlig in die gleichfalls durchaus unter die Körperoberfläche verlagerte Penistasche zurückzuziehen, eine Anpassung an das Wasserleben, die alle dem Schwimmen hinderlichen Hervorragungen des Körpers von der Außenfläche entfernt. Ein weiteres Muskelsystem hat dann mit dem Erektionsvorgang gar nichts zu tun, wohl aber mit dem Ausschleudern der Samenflüssigkeit, der Ejakulation. Es ist das der Musculus bulbocavernosus (Fig. 228, 247 mbu), der die bulbusartige Anschwellung des Urethralschwellkörpers ringförmig umgreift, durch seine Kontraktion einen Druck auf den Harnsamenleiter ausübt und so dessen Inhalt nach außen treibt, unterstützt darin durch die Tätigkeit der Musculi ischiocavernosi.

Fig. 248. Steinböcke im Paarungsakte. Darstellung auf einem mykenischen Fingerring aus Kreta. (Nach Furtwängler[85].)

Die Paarungsstellung ist bei den Säugetieren eine überaus gleichartige[84]. Das Männchen besteigt von hinten her das Weibchen, umfaßt, auf den Hinterbeinen stehend, dessen Rücken mit den Vorderbeinen und führt alsdann das erigierte Glied in die Eingangspforte der weiblichen Genitalwege, in die Vulva, ein. Der weitere Verlauf spielt sich schon verschiedenartiger ab. Beim Schweine sind gar keine weiteren aktiven äußeren Bewegungen des Männchens während der bis zu zehn Minuten dauernden Paarung zu bemerken, vielen anderen Säugetieren eigentümlich ist ein wiederholtes Hin- und Herschieben des Penis in der Vagina, das so lange fortgesetzt wird, bis die Ejakulation erfolgt. Der Zeitpunkt des Eintritts der Ejakulation und damit die Länge der Paarungsdauer ist überaus wechselnd. Am längsten dauert die Paarung wohl bei den Känguruhs und den Bären, wo während etwa dreiviertel Stunden die Paarungsstellung beibehalten wird, in dieser Zeit aber mehrere Ejakulationen stattzuhaben scheinen. Am kürzesten verläuft die Paarung bei den Wiederkäuern, wo der ganze Begattungsakt sich auf einen einzigen Augenblick konzentriert. Ein einziger Ruck genügt nach Einführung des Gliedes, um die Ejakulation herbeizuführen, und dieser Ruck kann bei Antilopen und Hirschen so heftig sein, daß das Weibchen unter dem steil emporschnellenden Männchen hinweg förmlich nach vorn gestoßen wird. Ich möchte mir nicht versagen, dazu eine bildliche Darstellung in einem kleinen antiken Kunstwerk zu geben, auf dem in einer unübertrefflichen Weise der gewaltige Kraftimpuls zum Ausdruck gebracht ist, der in diesem Augenblick den ganzen Körper des Männchens erfüllt (Fig. 248). Die eigenartigen Differenzen in der Dauer der Paarung hat man versucht[86], auf die Ausbildungshöhe ampullenartiger Erweiterungen am distalen Ende des Samenleiters der Säugetiere zurückzuführen. Sind solche gut entwickelt, so kann sich in ihnen während längerer Zeit das Sperma ansammeln und kann in seiner gesamten Masse mit einem Ruck entleert werden. Fehlen solche Erweiterungen, so bedarf es längerer Zeit, um

während der Paarung die Samenflüssigkeit durch die Samenleiter, unter peristaltischen Bewegungen derselben, hindurch zu leiten und nach dem Harnsamengang hin zu befördern. Es fehlen in der Tat solche Ampullen bei Hund und Schwein, sie sind in hoher Ausbildung vorhanden bei Schaf und Rind, bei vielen Nagetieren, deren Paarung gleichfalls in ganz kurzer Zeit vor sich geht.

In der Paarungsstellung zeigen sich nun immerhin mancherlei Besonderheiten. Da nehmen die altweltlichen Affen[87] wohl im allgemeinen die von den Säugetieren geübte Stellung ein, aber das Männchen bleibt nicht mit den Hinterfüßen auf dem Boden stehen, sondern klettert förmlich auf das Weibchen, sich an den Knöcheln oder Waden desselben festklammernd (Fig. 249). Stärker modifiziert ist die Normalstellung schon bei den Katzen[88], wo sich das Weibchen direkt auf den Boden niederkauert, das Männchen darüber hinwegtritt und alsdann seinen nach unten gerichteten erigierten Penis schräg von oben und hinten her in die Vulva einführt (Fig. 250), wobei das Weibchen dieser Bewegung entgegenkommt, durch Einbiegen des Kreuzes die Vulva möglichst nach oben kehrt. Die gleiche Paarungsform üben zunächst die näher verwandten Viverriden aus, weiter die Kamele[48], wo das Weibchen in seiner gewohnten Ruhelage mit untergeschlagenen Füßen liegen bleibt und das Männchen sich von hinten her auf das Weibchen niederläßt. Unter den Primaten vollziehen die Krallenaffen (Callithrix)[87] eigenartigerweise die Paarung gleichfalls nach Katzenart, es hängt das wohl zweifellos mit der in ganz ähnlicher Weise schwanzwärts gelagerten Stellung der männlichen Genitalien dieser Tiere zusammen (vergl. Fig. 392).

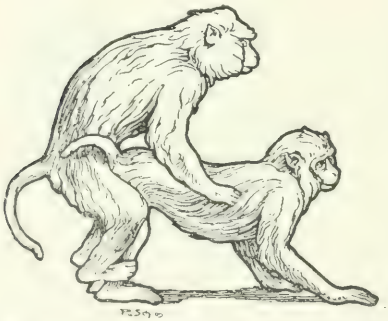


Fig. 249. Paarungsstellung der altweltlichen Affen (Macacus). (Nach Friedenthal[87].)

In den genannten Fällen ist es also in erster Linie die Lage der Kopulationsorgane, welche die Stellung bei der Paarung beeinflußt, in anderen können sonstige Körpermerkmale modifizierend auftreten. So das Stachelkleid bei den Stachelschweinen. Hier ist eine Annäherung des Männchens von hinten her nicht ohne weiteres möglich. Das Weibchen richtet zunächst seine Rücken- und Schwanzstacheln auf, das Männchen naht sich in aufrechter Stellung und führt so seinen in rechtem Winkel von der Bauchfläche abstehenden Penis in die Vulva ein, ohne durch die spitzen Stacheln des Weibchens gefährdet zu sein[89]. Beim Ameisenigel (Echidna) hat das gleiche Stachelkleid die merkwürdige Paarungsstellung zur Folge, daß beide Geschlechter mit abgewandten Vorderkörpern nur durch die ineinander gehakten breiten Schwanzenden verbunden sind[90]. Wieder anders scheinen sich die Igel zu helfen, sie sollen die Paarung

derart vollziehen, daß das Weibchen sich direkt auf den Rücken legt und dann der Akt Bauch gegen Bauch ausgeführt wird[90].

Und das leitet uns über zu einer ganz andersartigen Begattungsstellung, zu der Stellung, in der beide Geschlechter sich Bauch gegen Bauch nähern. Eine solche soll zunächst beim Biber statthaben. Ihre Übung ist leicht verständlich bei den Walen[91], wo nach Aussagen der Walfänger die Geschlechter von Balaenoptera einander zunächst, Seite an Seite auf der Seeoberfläche schwimmend, ihre Ventralseiten zukehren sollen, dann nach Einführung des Gliedes mit ihren nebeneinander liegenden Körpern die Horizontallage zuerst noch beibehalten, gegen Ende des Aktes aber senkrecht im Wasser sich aufrichten sollen. Auch für einzelne Robben ist angegeben worden, daß, beispielsweise bei Callo-

Fig. 250. Paarungsstellung eines Löwenpaares. (Nach einer zur Verfügung gestellten Aufnahme aus dem Zoologischen Garten zu Leipzig.)

rhinus ursinus, gelegentlich das Männchen sein Weibchen auf den Rücken drehen und so kopulieren soll[92]. Eigenartigerweise ist diese Paarungsstellung Bauch gegen Bauch auch vom Elefanten behauptet und sogar durch bildliche Darstellung bekräftigt worden[93]. Augenzeugen des Aktes bezeugten freilich wiederholt das Gegenteil, bis dann Beobachtungen aus neuerer Zeit[94] jeden Zweifel darüber beseitigten, daß das Elefantenmännchen in der bei den weitaus meisten Säugern üblichen Form sein Weibchen von hintenher besteigt. Vermutungsweise ist ferner die Bauch gegen Bauch gewendete Stellung für die Fledermäuse in Anspruch genommen worden[95]. Aber neueren exakten Beobachtungen gegenüber scheint diese Annahme nicht bestehen bleiben zu können[96]. Bei einem Flughund, Rous-

settus collaris, hat man in Gefangenschaft feststellen können, wie das Männchen vom Rücken des Weibchens her und zwischen den Hinterbeinen desselben hindurch mit seinem Penis die Vulva aufsucht. Und bei den echten Fledermäusen scheint die Begattung ähnlich zu verlaufen, insofern bei ihnen sich das Weibchen an einer senkrechten Wand aufhängt, das Männchen sich dessen Rücken nähert, mit seinem hinteren Körperteil die Interfemoralmembran des Weibchens beiseite schiebt und so von hinten her die Vereinigung der Geschlechtsteile herbeiführt. Eine gar im Flug ausgeübte Paarung, wie man sie für Lasiurus borealis behauptet hat, muß vorläufig durchaus bezweifelt werden.

Damit sind wir dann schließlich beim Menschen angelangt. Hier ist die natürliche Stellung zweifellos die, daß beide Geschlechter mit Brust und Bauch einander zugekehrt sind, so wie schon Leonardo da Vinci sie in einer seiner anatomischen Zeichnungen wissenschaftlich zu präzisieren suchte. Ich füge eine Reproduktion dieser Zeichnung, der sog. Venus obversa, hier im Zustande des Originals bei (Fig. 251), nachdem sie bisher, soweit mir bekannt, nur in unvollkommenen Nachzeichnungen allgemeiner bekannt gemacht worden ist[97].

Neuerdings hat man versucht, auf einer Art wissenschaftlicher Grundlage die von den meisten Säugetieren eingenommene Paarungsstellung als die auch für den Menschen allein natürliche zu erweisen[99], indem man vor allem die „Vierfüßler"-Natur des Menschen betonte. Mit Recht hat man entgegnet[100], daß die hierfür aus dem Bau der menschlichen Begattungsorgane abgeleiteten Beweisgründe eben nichts weiter sind als physiologisch nicht mehr wirksame Nachklänge des ehemaligen Vierfüßlerzustandes, in welchem sich die Vorfahren des Menschen sicher einmal befunden haben. Erst der Erwerb des aufrechten Ganges hatte die Änderung der Paarungsstellung in seinem Gefolge, ganz so wie bei den Walen das Wasserleben. Die Menschenaffen weisen noch durchaus den ursprünglichen Paarungsmodus auf. Beim Schimpansen ist im Berliner Zoologischen Garten beobachtet worden[101], wie bei der Paarung das Weibchen sich fast völlig auf den Boden niederkauert und das Männchen dann von hintenher in ähnlich niedergekauerter Haltung den Akt vollzieht.

Von allgemein anatomischen Gesichtspunkten aus hat man dann weiterhin wenigstens für bestimmte Menschenrassen die Tierstellung als die von der Natur gegebene beansprucht[102], so weit mir aus der Literatur bekannt ist, gibt es keine Menschenrasse, welche sich dieser Stellung ausschließlich bedient. Wohl finden sich in dem bekannten Ploss'schen Sammelwerk[103] allerlei ältere Angaben darüber zusammengetragen, keine bietet wohl die Gewähr voller Zuverlässigkeit. Eine Notiz neueren Ursprungs sagt von den Eingeborenen Neu-Guineas, daß sie die Begattung „more bestiarum" ausführen[104]. Ganz sicher nachgewiesen ist nur eine Modifikation der üblichen Normalstellung, so wie sie zuerst von Eingeborenen Australiens beschrieben worden ist[105]. Der Mann nimmt dabei eine eigentümliche Hockstellung zwischen den Schenkeln der liegenden Frau ein, wie es wohl besser als beschreibende Worte die schematische Skizze der Figur 252 erläutert. Es kann die Begattung in dieser Weise bis zum Ende durchgeführt werden, oder aber es zieht während derselben der Mann das Weib in der Hock-

stellung an sich heran. Die gleiche Paarungsstellung ist nun neuerdings noch bei einer ganz anderen Völkergruppe aufgefunden worden, nämlich bei Völker-

Fig. 251. Anatomische Zeichnung von Leonardo da Vinci, zur Demonstration der natürlichen Paarungsstellung des Menschen (Venus obversa)[98].

schaften, die im zentralen Afrika das Gebiet des Schari, die Kameruner Bergländer und Nord-Togo bewohnen[106]. Mit mancherlei geringfügigen Modifikationen

im einzelnen nimmt da der Mann gegenüber dem liegenden Weibe eine ganz ähnliche Hockstellung ein, wie sie eben von Australiern beschrieben worden ist. Dabei läßt sich nachweisen, daß diese Paarungsstellung überall die ältere Übung darstellt, daß sie augenblicklich von der sonst gebräuchlichen Normalstellung der umwohnenden Volksstämme verdrängt zu werden beginnt.

Im übrigen darf hier vielleicht noch hinzugefügt werden, daß jenseits dieser wissenschaftlichen Feststellungen alles das steht, was menschliches Raffinement in der Auskostung des Geschlechtsgenusses erdacht hat. Da gibt es dann freilich keine Stellung, keine Haltung, die menschliche Körper überhaupt einnehmen können, die nicht zum Ersatz gewohnter und überdrüssig gewordener Übung benutzt worden wäre. Die erotische Literatur der verschiedensten

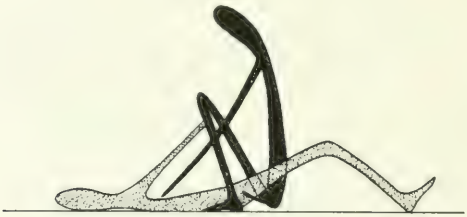


Fig. 252. Paarungsstellung von Eingeborenen Australiens. (Nach von Miklucho-Maclay[105].)

Kulturvölker gibt hierüber hinreichende Auskunft. Man nehme nur für die Antike die Zusammenstellung, wie sie in Forbergs Anmerkungen zum Hermaphroditus des Antonio Panormita[107] enthalten ist; für die orientalischen Völker das indische Kamasutram[108], oder das gleichfalls indische Anangaranga des Dichters Kalyanamalla[109], wo nicht weniger als sechs Hauptformen der Paarungsstellung mit wiederum je zwei bis zwölf Unterformen systematisch aufgezählt werden; für die abendländischen Völker der Neuzeit die Dichtungen des Aretino[110] und vor allem des Meursius Gespräche der Aloisia Sigaea[111], die 1658 oder 1659 zuerst erschienen und ihre Helden und Heldinnen wohl jegliche nur irgend denkbare Form der Geschlechtsbetätigung auskosten lassen.

Der ganze vielgestaltige Apparat der Begattungsorgane mit allen seinen so unendlich mannigfachen Modifikationen in Bau und Verwendung, er dient einzig und allein der Aufgabe, das Sperma des männlichen Tieres am oder im weiblichen Körper so unterzubringen, daß dieses Sperma in Kontakt mit den Eizellen tretend deren Befruchtung vollziehen kann. Mit der Erreichung dieses einen Zieles ist die gesamte Aufgabe des Begattungsapparates erschöpft, das läßt sich durch nichts schlagender dartun, als durch die völlige Ausschaltung

seiner Tätigkeit, durch die Einleitung einer künstlichen Samenübertragung. Versuche dieser Art an Säugetieren sind alt, sie wurden mit Erfolg schon in den achtziger Jahren des achtzehnten Jahrhunderts durch Spallanzani und Rossi an Hunden ausgeführt, sie sind dann in neuerer Zeit[112] an Hunden wiederholt, auf Rinder, Pferde und Mäuse ausgedehnt und selbst beim Menschen gewagt worden — überall erfolgreich. Das Verfahren besteht in einer einfachen Injektion aufgefangenen Spermas in die Scheide oder den Uterus des Weibchens vermittelst geeigneter Instrumente. Der Erfolg übertrifft bei Haustieren nicht selten den normalen Begattungsakt, insofern bei Stuten beispielsweise die natürliche Deckung nur in 50—60% der Fälle fruchtbare Empfängnis bewirkt, die künstliche Samenübertragung dagegen in 80—100%. Es versteht sich fast von selbst, daß die Nachkommenschaft, die aus einem solchen künstlichen Zeugungsakte hervorgeht, sich in jeglicher Hinsicht stets völlig normal zeigt.

10. Kapitel

Die Korrelationen zwischen männlichen Begattungsorganen und weiblichen Empfangsorganen

Beziehungen zwischen Penis und Vagina bei Säugetieren. Enges Ineinanderpassen beider bei den Insekten. Damit verbundene hochgradige Spezialisierung der männlichen Begattungsorgane im engen Umkreis nahe verwandter Typen, deren Wichtigkeit für die Systematik. Bedeutung dieser Erscheinungen für die Reinerhaltung von Artmerkmalen. — Das weibliche Begattungsorgan der Säugetiere, Bedeutung des Hymen. Verschlußhäute der Vagina bei Nagetieren. Vorgang der Ejakulation. Vaginalpfropf der Nagetiere als Schutzmittel gegen Spermaverlust. Die vergleichbaren Bildungen der „Begattungszeichen" bei Krebsen, Nemathelminthen, Spinnen, Apollofaltern, bei Dytiscus, Grillen und Laubheuschrecken. Ausübung entsprechender Funktionen durch das männliche Begattungsglied während der Paarung, bei Hunden, bei der Honigbiene. Verschlußpfropfen von Uterus und Vagina bei Fledermäusen. — Aktive Paarungsbetätigung des weiblichen Organismus bei Säugetieren, bei Fliegen, bei einem Cestoden (Dioicocestus). Ausbildung eines besonderen Begattungsganges bei Hinterkiemern, Spinnen, Insekten. Die entsprechenden Verhältnisse dieser Art bei Cestoden und Trematoden (Laurerscher Kanal). Ausbildung eines besonderen Geburtsganges bei Beuteltieren. — Begattung unter Ausschluß der weiblichen Geschlechtswege, bei Bandwürmern, Strudelwürmern, Rädertieren. Die Spermaübertragung bei den Rüsselegeln.

Es erscheint kaum eines besonderen Nachweises die Behauptung zu bedürfen, daß die weiblichen Geschlechtsgänge, die zur Aufnahme des männlichen Begattungsorganes dienen, wohl in ihrer Form dem letzteren angepaßt sind. Zur Vollendung ihrer Funktionen, zur sicheren Übertragung und Aufnahme des Spermas müssen ja beide Bestandteile verschiedener Individuen durchaus als eine geschlossene physiologische Einheit wirken. In vielen Fällen braucht die Anpassung sich durchaus nicht durch irgendwelche Sonderbildungen am weiblichen Organismus hervorzuheben, es genügt, daß Eingangspforte und Anfangsteil (Vagina) der weiblichen Geschlechtswege etwa ihren Dimensionen nach die Aufnahme des Begattungsgliedes ermöglichen. Es braucht da zunächst in keiner Weise das unmittelbare Verhältnis von äußerer Hohlform und innerem Kern zu bestehen. Die Scheide der weiblichen solitären Bienen[1] stellt ein ganz einfaches dehnbares Rohr dar, zeigt keinerlei Sonderbildungen, die irgendwie mit der komplizierten Gestalt der männlichen Begattungsorgane in Beziehung zu setzen wären. Die weite Vulva und Vagina des weiblichen Rindes steht in keinem Verhältnis zu dem dünnen und spitzen Begattungsglied des Stieres, der

lange Scheidenkanal der Katzen in keinem Verhältnis zu dem kurzen kegelförmigen männlichen Glied[2].

Doch es können die Beziehungen engere und unmittelbarere werden. Zunächst in der Größe. Innerhalb der verschiedenen Menschenrassen zeigt sich die Vagina des Weibes durchaus den durchschnittlichen Dimensionen des männlichen Gliedes der betreffenden Rasse angepaßt, eng und kurz ist sie bei der Annamitin, weit und lang beim Negerweib (vergl. weiter unten S. 271). Dann in der Form. Der schraubenförmige, in Erektion sich spiralig drehende Penis des Ebers findet sein Aufnahmeorgan in einem in Windungen gelegten Kanal, der als langausgezogener Uterusmund dem weiblichen Scheidenkanal an der Übergangsstrecke zwischen eigentlicher Vagina und Uterus sich einfügt und durch kissenartige Wandvorsprünge gebildet wird[3]. Ob der Urethralfortsatz an der Penisspitze verschiedener Wiederkäuer (vergl. oben S. 243), der ja erektil ist, im besonderen dazu dient, durch seine Einführung in den Uterusmund das Sperma unmittelbar in den Uterus selbst zu ergießen, wie man es vom Schafe behauptet hat[4], ist bis jetzt nicht sicher erwiesen. Ohne weiteres gegeben erscheint die Beziehung, welche zwischen dem zweigespaltenen Eichelabschnitt vieler Beuteltiermännchen und der doppelten Vagina ihrer Weibchen sich aufstellen läßt. Eine solche wird namentlich dann wahrscheinlich sein, wenn der im allgemeinen bei den weiblichen Beuteltieren recht lang entwickelte Urogenitalsinus (vergl. S. 289) zu kurz ist, um den ganzen Penis aufzunehmen und der letztere zum wenigsten mit seinem distalen Abschnitt in die Scheidenkanäle hineinragen muß[5]. Dann werden doppelte Vagina und Spaltung der Eichelspitze als einander entsprechende Bildungen ohne weiteres verständlich, wenn auch die geforderten Beziehungen keineswegs überall vorhanden zu sein scheinen[6].

Recht unmittelbar drängt sich das Bestehen einer gewissen Korrelation auf, wenn man den kompliziert gebauten Embolus des Gonopodiums der Spinnenmännchen vergleicht mit der Form der aufnehmenden Epigyne (vergl. S. 143ff.). Wenn beispielsweise bei der Gattung Latrodectus[7] die an die äußere Epigyne sich anschließenden Gänge in engen Spiralwindungen zum Samenbehälter hinziehen, und der Embolus des Männchens gleichfalls eine lange dünne, in etwa fünf Windungen gelegte Spirale darstellt, welche allen Windungen der weiblichen Gänge zu folgen vermag, so ist hier bereits ein hochgr. diges Ineinanderpassen der Begattungsorgane gegeben.

Viel bedeutungsvoller und eindrucksvoller werden aber solche Beziehungen dann, wenn dies Ineinanderpassen der Organe beider Geschlechter in allen Einzelheiten ihrer Form und ihrer Dimensionen stattfindet und stattfinden muß, um ein fruchtbares Zusammenwirken zu ermöglichen. Wenn die komplizierte äußere Form eines männlichen Begattungsgliedes zur Aufnahme durchaus einen entsprechend geformten Hohlraum fordert und findet. Dann können die weiblichen Aufnahmeteile ein förmliches Negativ jener Oberflächenform darstellen. Wir haben im vorigen Kapitel (S. 212) das Begattungsglied eines Käfers, der Lina populi, in der überaus komplizierten Gestalt seiner Penisblase kennen gelernt[8]. Nach der Einführung, die von oben und hinten her er-

folgt, entfaltet sich die Penisblase im Inneren der sackförmigen, blasig aufgetriebenen weiblichen Scheide und erfüllt völlig deren Raum (Fig. 253). Und dieser Raum wiederholt nun in Form von Vertiefungen alle die mannigfachen Ausbuchtungen und Zipfel, welche das männliche Begattungsglied auszeichnen (Fig. 194 u. 254). Die mit den Buchstaben a—g bezeichneten Vorsprünge, sie passen aufs genaueste in entsprechende Einbuchtungen der Vaginalwand, während die chitinöse Endspitze der Penisblase direkt in den Anfangsteil des Mündungsganges des Receptaculums zu liegen kommt. Praller Druck der Penisblase, Zähnchen und Widerhaken an Penis- und Vaginalwand sorgen dafür, daß die einmal eingenommene Lage fest fixiert bleibt und daß so die Samenflüssigkeit mit unfehlbarer Sicherheit aus der Mündung der Penisspitze in das aufnehmende Receptaculum überfließen muß. Wie sehr wirksam dieses genaueste Ineinanderpassen beider Teile ist, das ergibt sich am deutlichsten aus den Er-

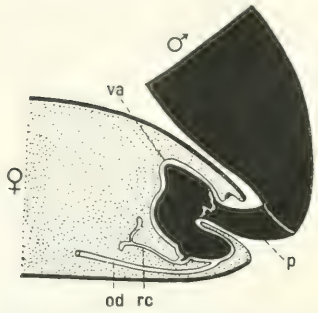


Fig. 253. Schematische Darstellung des Kopulationsvorganges von Lina populi. (Nach Harnisch[8].) od Eileiter, p Penis, rc Receptaculum seminis, va Vagina.

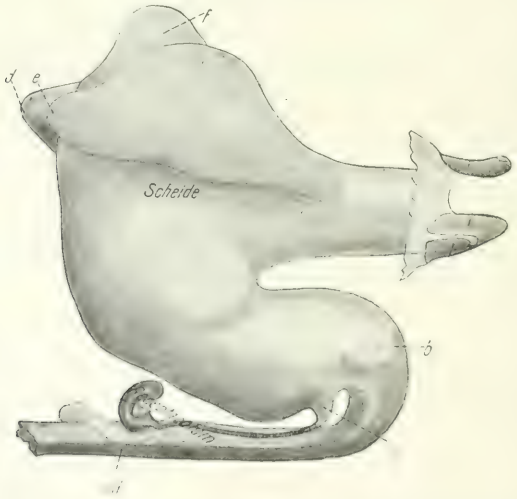


Fig. 254. Weibliche Scheide von Lina populi, in aufgetriebenem Zustande. (Nach Harnisch[8].) od Eileiter, z Zipfel zur Aufnahme des Spitzenfortsatzes des Penis; für die übrigen Buchstaben vergleiche man den Text.

gebnissen von Kreuzungen zwischen nahe verwandten Lina-Arten. Da gelingt es ohne Schwierigkeit, eine Paarung zwischen Lina populi und Lina tremulae herbeizuführen, aber niemals erwies sich eine solche Paarung fruchtbar. Dabei ist die Penisblase von Lina tremulae ganz ähnlich gestaltet wie die von Lina populi, aber es sind immerhin mancherlei abweichende Formverhältnisse in der Ausbildung der einzelnen Zipfel vorhanden und das genügt, um bei einer solchen Paarung das Sperma niemals den Weg in das Receptaculum des andersartigen Weibchens finden zu lassen.

Derartige enge Beziehungen zwischen männlichen und weiblichen Begattungsorganen lassen sich nun vielfach bei Insekten nachweisen. So zunächst bei zahlreichen Käfern. Man betrachte nur die im vorigen Kapitel geschilderten Kopulationsorgane verschiedener Käfer (Fig. 195, S. 213), um leicht zu der Überzeugung zu gelangen, daß diese so mannigfachen Formen der Penisblase nur bei einer vollen Parallelbildung der weiblichen Scheide einen Sinn erhalten, ihre Funktion erfüllen, eine präzise Überführung des Spermas in ganz bestimmte Teile des weiblichen Genitalapparates sichern. Der in eine lange Geißel ausgezogene Spitzenfortsatz der Penisblase des Hirschkäfers, er dient doch ganz offenbar dazu, in den entsprechend gestalteten Gang des Receptaculums eingeführt zu werden. Von Fliegen sind ähnliche Beziehungen festgestellt. Bei Calliphora erythrocephala[9] findet der gleichfalls überaus kompliziert gebaute Penis mit seinen Chitinspangen, Fortsätzen und Anhängen ein genau passendes Lager in entsprechenden Höhlungen der Vaginalwand, männliche und weibliche Teile beziehen sich in Gestalt und Dimensionen genau aufeinander. Es bestehen Korrelationen bei Schmetterlingen in Gestalt des Penis und des Mündungsganges der Bursa copulatrix[10].

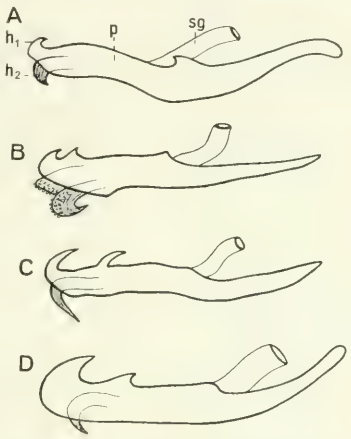


Fig. 255. Penisformen verschiedener Lytta-Arten: A von luteovittata, B coccinea, C dives, D clematidis. (Nach Escherich[13].) h_1, h_2 dorsaler und ventraler Widerhaken, p Penisröhre, sg Samenausführgang.

In solchen Fällen, wie den eben beschriebenen, da kann man wirklich davon reden, daß das männliche Begattungsglied einen Schlüssel darstellt, der nur zum Öffnen eines einzigen Schlosses tauglich ist[11], und es ist ohne weiteres einleuchtend, daß bei einem so sehr bis ins Einzelne durchgeführten Ineinanderpassen beider Organe nur Angehörige der gleichen Art miteinander eine fruchtbare Vereinigung eingehen können. Treten zahlreiche einander nahe stehende Arten in einer Gattung auf, so läßt sich die Gegenwart einer solchen Korrelation

unschwer erkennen an der überraschend großen Verschiedenheit der Begattungsorgane innerhalb der Gesamtheit der Arten. Es ist wohl zuerst bei den Käfern auf diese eigenartigen Erscheinungen hingewiesen worden[12]. Bei Carabiden und Cetonien besitzen einander ganz nahe stehende und zum Verwechseln ähnliche Arten völlig verschiedene Begattungsapparate (Cetonia affinis und speciosissima, Melolontha vulgaris und hypocastani), gleiches gilt für die Meloidengattung Lytta[13], wo bei den einzelnen Arten der chitinöse Teil des Penis außerordentlich stark variiert in den an seiner Spitze gelegenen Widerhaken (Fig. 255), in deren Zahl, Größe, Form und gegenseitigen Lagebeziehungen. Gleiches zeigen die Schmetterlinge. Bei Noctuiden und Spannern scheiden sich viele nur sehr schwer durch äußere Merkmale zu trennende Arten leicht durch die Beschaffenheit ihres Kopulationsapparates[14]. Keine Gattung unter den Schmetterlingen kann da vielleicht überzeugender wirken als das Mikrolepidopterengenus Butalis[15], wo das Penisrohr bei der einen Art winzig klein und kurz ist, bei einer anderen zu einem gekrümmten Stab, bei einer dritten zu einer ungeheuer langen und feinen Röhre wird (Fig. 292, S. 304). Oder um das gleiche an einer dritten Insektenordnung zu beleuchten, bei der Fliegengattung Sarcophaga[16] zeigen die einzelnen Arten eine ganz überraschend große Formenmannigfaltigkeit des mit zahlreichen Chitinstücken, Anhängen und Fortsätzen ausgestatteten Begattungsgliedes, wie wohl besser als eine lange Beschreibung die Verweisung auf die nebenstehende Figur 256 erläutert. Unter den Hymenopteren läßt sich ähnliches für die Gattung Sphecodes dartun[17], es sind das also sehr weit unter den Insekten verbreitete Erscheinungen. Die Spezialisierung im einzelnen ist häufig so prägnant und in so konstanter Fassung durchgeführt, daß es viel leichter gelingt, mit Hilfe der männlichen Begattungsorgane eine Bestimmung und Sonderung der Arten vorzunehmen als mit irgendwelchen anderen äußeren Merkmalen. So ist beispielsweise Sarcophaga noverca von hirticrus fast nur durch die verschiedene Penisform zu unterscheiden, und für die beiden Arten carnaria und vicina der gleichen Gattung bleibt die Penisform überhaupt das einzige, wie die Figur zeigt,

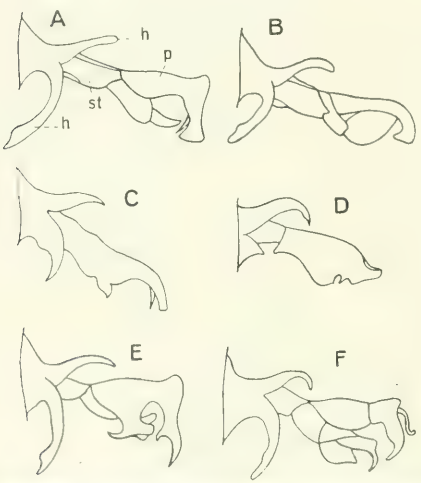


Fig. 256. Penisformen verschiedener deutscher Sarcophaga-Arten: A von carnaria, B vicina, C hirticrus, D noverca, E scoparia, F uliginosa. (Nach Böttcher[16].) h obere und untere Hakenfortsätze, p Penis, st Penisstiel.

recht sehr charakteristische unterscheidende Merkmal. Es handelt sich also hier um ein überaus wichtiges systematisches Kennzeichen, dessen Bedeutung von Systematikern seit langem in aller Schärfe hervorgehoben wird. Seine Bedeutung für die Systematik geht noch weiter, man kann Begriff und Inhalt einer Art auf diesem Merkmal schärfer als auf irgendeinem anderen basieren, innerhalb der Artangehörigen bleibt es unveränderlich konstant bei noch so großer Variationsbreite der äußeren Merkmale.

Die weiblichen Begattungswege zeigen sich entsprechend mannigfach und variabel. Ihr Binnenraum fügt sich, wie oben an einzelnen Beispielen bereits dargetan, den besonderen Gestaltsverhältnissen des männlichen Begattungsgliedes, ihre Chitinbekleidung hält genauen Schritt mit dessen äußeren Ausstattung in Form von scharfen Fortsätzen, Zähnen oder Widerhaken. Das beste Beispiel hierfür liefern vielleicht die Schmetterlinge[10], wo die weibliche Begattungstasche (Bursa copulatrix) die allergrößte Mannigfaltigkeit in Form und Größe, in Länge des zuleitenden Ganges, in Chitinausstattung zeigt, und das alles wiederum im einzelnen so, daß häufig ganz nahe verwandte Arten sich darin grundverschieden verhalten und leicht und sicher danach zu diagnostizieren sind. Es gilt das beispielweise für die verschiedenen Pieris-Arten, es gilt dies vor allem für die kaum äußerlich auseinander zu haltenden zahlreichen Arten der Spannerfamilie der Eupithecien. Und wenn dann voller Einklang mit den männlichen Begattungsorganen besteht, so wird das ganze wahrlich zu einer überaus sicher funktionierenden physiologischen Einheit, es wirkt noch weiter in einem sehr viel allgemeineren biologischen Sinne als machtvolles Prinzip der Reinerhaltung der Art. Wir hatten oben an dem besonderen Beispiel zweier Lina-Arten gesehen, wie selbst bei noch gegebener mechanischer Möglichkeit der Paarung trotzdem geringfügige Abweichungen genügen, um eine zur Befruchtung führende Spermaübertragung zu vereiteln. Um wieviel eher muß eine solche mißlingen, wenn die Abweichungen bedeutenderen Umfang annehmen oder wenn gar die Einführung des Gliedes überhaupt zur Unmöglichkeit wird. Dann ist jede Gelegenheit zur Mischung der einzelnen Arten, zur Verwischung ihrer Merkmale durch die Erzeugung von Bastardformen von vornherein abgeschnitten. Es besteht eine Form physiologischer sexueller Isolierung, wie sie besonders für die Erhaltung neu auftretender Varietäten und Arten von großer Wichtigkeit ist. Oder gar solchen als Ursache dient, wenn die Varietätenbildung mit der Umgestaltung der äußeren Genitalien einsetzt und diese letztere dann erst Veränderungen im sonstigen Habitus zur Folge hat[18].

Es lassen sich alle diese Ausführungen vor allem anwenden auf Insekten, deren intensive Artspaltung zweifellos die Herausbildung solcher Verhältnisse fördert und vielleicht auch fordert. Andere Tiergruppen liefern dazu nur spärliches Material. Bei den Spinnen bieten sich im Bereiche nahe verwandter Arten nicht selten ganz abweichend gestaltete Kopulationsorgane dar[7], solche zeigen bei den Landplanarien eine große Mannigfaltigkeit ihres Baues innerhalb eng verwandter Formenkreise[19], sie ermöglichen bei einem anderen Strudelwurm, bei der Gattung Dalyellia, mit Sicherheit die Unterscheidung der dreizehn

nordamerikanischen Arten allein auf Grund von Anordnung und Form der Chitinstacheln des männlichen Kopulationsapparates[20]. Und schließlich können hier sogar genannt werden zwei Ordnungen der Säugetiere, die Fledermäuse und Nagetiere. Da lassen sich beispielsweise unter den ersteren die Angehörigen der Gattung Pipistrellus nur auf Grund ihrer männlichen Begattungsorgane unterscheiden[21], da liefern die gleichen Organe sichere Diagnosen für die Unterscheidung der Arten und Varietäten der Streifenmäuse (Sicistinae)[21], da scheint bei den Muriden eine ähnliche Bedeutung dem Penisknochen zuzukommen[22].

Es braucht nun freilich das erläuterte Prinzip auch bei den Insekten nicht grade immer zum Ausdruck zu kommen. Nahe verwandte und ähnlich aussehende Arten können auch in dem Aufbau ihres Genitalapparates kaum nennenswerte Verschiedenheiten aufweisen. Das gilt beispielsweise für die Bienengattung Andrena[1] mit ihren zahlreichen, äußerlich gewiß schwer zu unterscheidenden Arten, das gilt für die Hummeln der Gattung Bombus[23], das gilt für die Tagfalter der Gattung Argynnis[24].

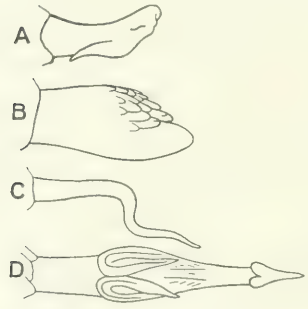


Fig. 257. Penisformen verschiedener Arten der Gattung Sciurus: A von vulgaris, B palmarum, C hudsonicus, D stangeri. (Nach Tullberg[26].)

Es können dann fernerhin im männlichen Begattungsorgan zwar ausgesprochenste Artdifferenzen auftreten, im weiblichen Organismus aber keinen Wiederhall in entsprechenden Parallelbildungen finden. Da sind wiederum zunächst zu nennen solitäre Bienen, wo bei Gattungen wie Sphecodes, Prosopis und anderen dem verschiedenartig gestalteten männlichen Kopulationsapparat der einzelnen Arten ein einfaches, überall gleichartiges weibliches Vaginalrohr gegenübersteht[1]. Ähnliches gilt für die verschiedenen Vespa-Arten[25], hierher gehörige Beispiele liefern ferner die Säugetiere. Da zeigt der Eichelabschnitt des Begattungsgliedes der verschiedenen Eichhörnchen-Arten ganz überraschend große Verschiedenheiten, ohne daß irgendwelche entsprechende Differenzen an der weiblichen Vagina festzustellen wären[26]. Bei unserem europäischen Sciurus vulgaris ist die Eichel stark asymmetrisch gebaut, an der Spitze kolbig verdickt, bei dem asiatischen Sc. palmarum trägt die kurz keulenförmige Eichel auf ihrer Spitze zahlreiche Papillen, bei dem nordamerikanischen Sc. hudsonicus ist sie lang und dünn fadenförmig ausgezogen und bei dem afrikanischen Sc. stangeri ist ihr Aussehen noch absonderlicher, da ist sie an der Spitze pfeilförmig gestaltet, proximalwärts dagegen stark angeschwollen und mit zwei zugespitzten Anhängen ausgestattet (Fig. 257). Im allgemeinen sind dann derart große Differenzen bei Säugetieren kaum noch anzutreffen, wenn auch auffällige Unterschiede selbst bei nahestehenden Rassen wohl bestehen können. Das Begattungsglied des Dachshundes zeichnet sich gegenüber anderen Hunderassen durch seine relative Größe und Stärke aus, sein Penisknochen gibt an Länge dem eines mittel-

großen Jagdhundes nicht viel nach[27]. Und augenfällige Differenzen im Aufbau des männlichen Begattungsgliedes lassen sich sogar im Umkreise der Menschenrassen nachweisen[28]. Nach den Dimensionen zeigen beispielsweise eine auffallende Kleinheit des männlichen Gliedes gewisse asiatische Rassen, so etwa die Annamiten Hinterindiens oder die Bewohner mancher melanesischer Inseln[29], exzessiv groß entwickelt ist der Penis zahlreicher Negerstämme. Eine Korrelation besteht

Fig. 258. Kalahari-Buschmänner mit wagrecht stehendem Penis. (Nach Seiner, 1912[30].)

dann da auch im weiblichen Geschlecht hinsichtlich der Dimensionen der Vagina, wie wir oben schon hörten. Das männliche Glied des Negers zeigt aber noch andere Besonderheiten. Selbst in voller Erektion erreicht es nie den Härtezustand, der etwa den Europäerpenis auszeichnet, es behält eine eigenartige weiche Beschaffenheit bei, wie sie etwa einer dickwandigen, von Flüssigkeit erfüllten Kautschukröhre zukommt. Und damit in Zusammenhang ist zu bringen, daß die

Größendifferenz zwischen erigiertem und schlaffem Zustand nur eine ganz geringe ist. Noch viel auffallender aber ist das von allen übrigen Menschenrassen abweichende Verhalten des männlichen Gliedes der Buschmänner, wie es neuerdings bekannt geworden ist[30]. Da nimmt nämlich der Penis auch in nicht erigiertem Zustande eine nahezu horizontale, von der Bauchwand senkrecht abstehende Haltung ein (Fig. 258), eine Haltung, die durchaus einen eigenartigen, bis jetzt freilich noch nicht näher bekannten anatomischen Bau des Inneren voraussetzt.

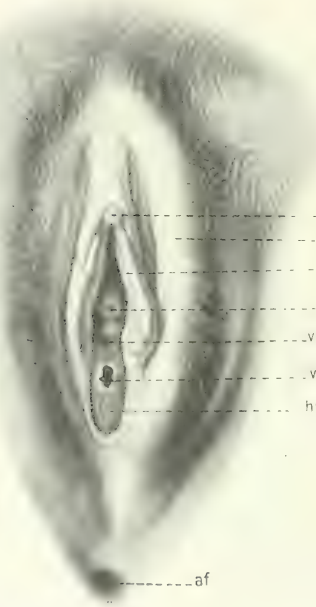


Fig. 259. Äußere weibliche Begattungsorgane des menschlichen Weibes. (Nach Bourgery et Jacob[32] unter Eintragung des Hymens.) af After, cl Clitoris, hy Hymen, la große, li kleine Schamlippen, ur Mündung der Harnröhre, va Mündung der Vagina, vst Vestibulum.

Doch wir kehren zurück zu unserem Ausgangspunkt. Im allgemeinen fügen sich also wohl männliche und weibliche Begattungsorgane vortrefflich ineinander, wenn auch keine zwingende Notwendigkeit für besondere gegenseitige Anpassung besteht. Nun gibt es aber einen Fall, wo diesem Ineinanderfügen gar direkt ein Hindernis entgegengesetzt wird, in dem Hymen der äußeren Geschlechtswege weiblicher Säuger und des menschlichen Weibes. Zum Verständnis desselben wird es nötig sein, ein wenig ausführlicher überhaupt auf das weibliche Begattungsorgan der Säugetiere einzugehen[31]. Sein äußerer Eingang hebt sich häufig dadurch plastisch als Scham (Vulva) von der Umgebung ab, daß die Mündung des Urogenitalkanals, die Schamspalte, von wulstigen Hautfalten, den Schamlippen (Labia vulvae) umgeben wird. Diese Schamlippen zeigen mancherlei Besonderheiten. Bei Ziege, bei Schwein, Hund und anderen ziehen sie sich an ihrer ventralen Vereinigungsstelle in einen spitzen oder zungenförmigen Hautfortsatz aus, bei Halbaffen, Affen und auch beim Menschen (Fig. 259) treten sie in zwei Paaren auf, als innere kleine und als äußere große Schamlippen (Labia minora und majora). Man hat wohl früher gemeint, daß zwei Paare von Schamlippen ausschließlich Eigentümlichkeit des menschlichen Weibes und

allenfalls noch der anthropoiden Affen wären, und daß den übrigen Säugetieren nur ein Paar von solchen, die inneren allein zukämen. Es treten indessen beide Systeme schon bei Halbaffen deutlich entwickelt auf, desgleichen bei den platyrhinen Affen der neuen Welt, wo bei Mycetes die großen Schamlippen als halbkugelig vorgewölbte Hautwülste sogar stärker als beim menschlichen Weibe sich hervortun. Nur bei den altweltlichen Affen, da machen sich die großen Schamlippen weniger bemerkbar, doch weisen embryonale Hautfalten auch hier noch auf ihr Bestehen hin. Überall erscheinen die kleinen Schamlippen als eigentliche Grenzsäume der Schamspalte, während die großen Schamlippen, durch massenhafte Ansammlung von Fettgewebe in ihrer wulstförmigen Vorwölbung zum Ausdruck gebracht, in weiterem Umkreis den Abschluß bilden,

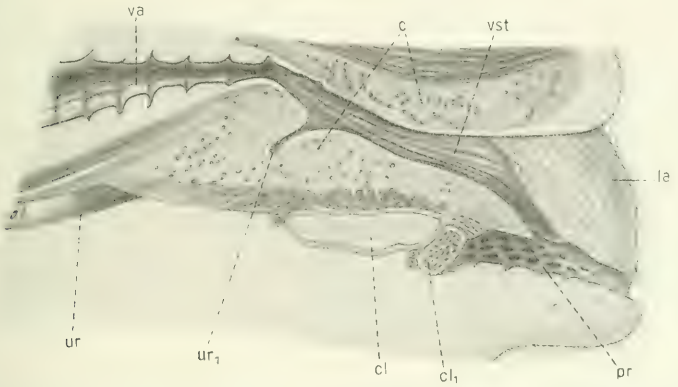


Fig. 260. Medianschnitt durch den Eingang der Begattungswege einer Hündin. (Nach Schmaltz[3].) c kavernöse Wandungen des Vestibulums, cl Clitoris, cl_1 deren Eichelabschnitt, la äußere Schamlippen, pr Präputium der Clitoris, ur Harnröhre, ur_1 deren Mündung, va Vagina, vst Vestibulum.

sich aber über dem Ganzen mit ihren Rändern zusammenschließen und so die eigentliche Schamspalte verdecken können.

Es führt also die Schamspalte ein in den Begattungsgang, und dieser zerfällt dann in zwei Abschnitte, in den Scheidenvorhof (Vestibulum) und in die eigentliche Scheide (Vagina) (Fig. 260). Beide Teile sind morphologisch derart zu definieren, daß ersterer dem Bereich des Urogenitalsinus angehört, letztere dagegen zum mindesten zum größeren Teile aus den verschmolzenen distalen Abschnitten der Müllerschen Gänge hervorgegangen ist. Die Grenze zwischen beiden ist gegeben durch die Einmündungsstelle der Harnröhre, der Urethra. Das Verhältnis dieser beiden Abschnitte zueinander ist nun ein überaus wechselndes. Beim Elefanten[33] stellt das Vestibulum einen über einen halben Meter langen, armdicken Schlauch dar, dem im wesentlichen die Aufnahme des männlichen Begattungsgliedes zukommt, bei der Katze umfaßt das Vestibulum

die Hälfte des ganzen Begattungsganges, beim Pferde zwei Fünftel, beim Rinde ein Drittel, bei Schwein, Schaf und Hund ein Viertel desselben und beim menschlichen Weibe stellt es gar nur eine ganz flache Mulde dar (Fig. 25). Und nun erhebt sich bei zahlreichen Säugetieren zwischen Vestibulum und eigentlicher Vagina eine besondere Grenzmarke, und das ist das Hymen. Es erscheint in voller Ausbildung als eine ringförmige Falte, welche den eigentlichen Scheideneingang fast völlig abschließen kann und so den Eintritt des männlichen Gliedes in die Scheide zunächst verwehren muß. Es wird bei der ersten Begattung durch das eindringende männliche Glied zerstört und läßt sich dann zumeist nur noch in Resten nachweisen. Auch das Hymen hielt man früher durchaus für eine Sonderbildung des menschlichen Weibes, bei dem es allerdings zweifellos bei weitem am stärksten entwickelt ist (Fig. 259) und der erstmaligen Einführung des männlichen Gliedes bei derber Ausbildung mancherlei Schwierigkeiten bereiten kann. Ein Hymen ist aber jetzt auch nachgewiesen bei anthropoiden Affen, wo es beim weiblichen Gorilla eine weit in das Lumen der Scheide vorspringende halbmondförmige Falte bildet[34], es ist nachgewiesen bei der neuweltlichen Affenfamilie der Cebiden, wo der hymenale Verschluß der Vagina bei jungfräulichen Tieren bis auf eine kleine Öffnung durchgeführt ist, es ist nachzuweisen bei manchen unserer Haussäugetiere, wo es bei der jungfräulichen Stute als eine hohe Querfalte den Scheideneingang fast völlig absperren kann, bei der Hündin zwei leichte seitliche Falten darstellt und bei Wiederkäuern eben noch angedeutet ist.

Dieses Hymen bedeutet zweifellos nichts anderes als die ursprüngliche Berührungswand zweier aneinander stoßender Kanalsysteme, des Urogenitalsinus und der verschmolzenen distalen Abschnitte der Müllerschen Gänge, also der eigentlichen Vagina. Danach müßte diese Falte an sich durchaus als vergängliches Gebilde erscheinen, das wohl in seinem Auftreten auf frühen Embryonalstadien aus dem Entwicklungsvollzuge während der Ontogenese erklärbar ist[35], nicht aber in seinem hartnäckigen Bestande, der bis zur vollen Geschlechtsreife reicht. Dafür fehlt uns zunächst jede Möglichkeit der Erklärung, es sei denn, daß man sich etwa für den Menschen die Anschauungen zu eigen machte, die neuerdings[36] im Zusammenhang mit der Diskussion über dessen naturgemäße Paarungsstellung geäußert worden sind und die dem Hymen gewissermaßen die Rolle einer Art Führung für das männliche Begattungsglied zuschreiben wollen — wenn man eine Paarungsstellung nach Art der übrigen Säugetiere als die naturgemäße voraussetzt.

Eine dem Hymen in seiner eigenartigen hemmenden Wirkung vergleichbare Bildung, wenn auch freilich von morphologisch ganz anderer Art, treffen wir bei kleineren Mäusen und beim Meerschweinchen an[37]. Da ist während der Trächtigkeitsdauer und zur Zeit der geschlechtlichen Inaktivität im Winter der Eingang zur Vagina durch eine Hautmembran völlig verschlossen. Diese Membran geht aus lebhaften Zellwucherungen der Epidermis hervor, sie muß bei der Geburt durch die austretenden Jungen oder bei der Paarung durch das eindringende männliche Glied stets durchbrochen werden, um sich dann nachher immer wieder

von neuem auszubilden. Nur bei der Hausmaus und beim Meerschweinchen scheinen sich die verklebten Ränder der Vaginalspalte zur Zeit der Brunst oder kurz vor der Geburt selbsttätig zu öffnen. Man hat diesen eigenartigen Verschluß der Vagina als eine Schutzvorrichtung gedeutet, welche das Eindringen von Fremdkörpern in die Vaginalspalte, der äußere Lippenbildungen ganz fehlen, verhindern soll.

Die physiologische Leistung, welche die Begattungsorgane bei ihrer Vereinigung und Durchdringung zu vollziehen haben, ist die Überführung und die Übernahme des Spermas in die weiblichen Geschlechtswege. Es erfolgt dies durch die Ejakulation, welche, vielfach ausgelöst durch die pressende Wirkung sich kontrahierender Muskeln, den Samen tief in die weiblichen Geschlechtswege hineinschleudert, meist so tief hinein, daß die Samenfäden dann von selbst den Weg zu der Stelle finden, wo sie entweder sofort die Befruchtung an den Eizellen vollziehen können oder wo sie zunächst in besonderen Samenbehältern (Spermatheken) bis zum Zeitpunkte des Austrittes der Eier verweilen können. Ganz allgemein ist mit der Ejakulation der Samenelemente eine solche von Drüsensekreten verbunden, die von Anhangsdrüsen des männlichen Geschlechtsapparates geliefert, teils dazu dienen, ein flüssiges Medium für die beweglichen Samenfäden abzugeben — bei den Säugetieren liefern dasselbe die Prostatadrüsen —, teils aber auch die besondere Aufgabe haben, als Abschlußmasse des ganzen Ejakulats ein Zurückfließen der eigentlichen Samenflüssigkeit zu verhindern und so mit größerer Sicherheit die Fruchtbarkeit der Begattung zu gewährleisten. Nirgends tritt diese letztere Rolle der Drüsensekrete wohl klarer zutage als bei Säugetieren[38]. Es ist hier im besonderen das helle zähflüssige Sekret der Samenblasen, das stets erst nach der Ejakulation des eigentlichen Samens ergossen wird, nun die Reste der Samenflüssigkeit vor sich her schiebt, deren vollständige Entleerung aus dem männlichen Urogenitalkanal herbeiführt und sie schließlich tief in die weibliche Vagina hineinpreßt. Und damit verbindet sich nun eine eigenartige neue Erscheinung. Bei gewissen Säugetieren, es handelt sich vor allem um Nagetiere, um Mäuse und Meerschweinchen, da liegen unmittelbar neben den Samenblasen besondere Drüsenlappen, deren Sekret die Fähigkeit besitzt, die Samenblasenflüssigkeit zum Gerinnen zu bringen[39]. Und wenn dies geschehen ist — es geschieht schon bei Zutritt von ganz minimalen Mengen des fermentartig wirkenden Stoffes —, so erfüllt alsdann das geronnene Samenblasensekret als eine homogene, bei der Hausmaus reinweiß oder gelblichweiß aussehende Masse, die weiblichen Geschlechtswege in allen ihren Teilen vollständig, häufig bis über die äußere Vaginalöffnung hinaus, und schließt so die vorher ergossene und bis in den Uterus hinein gedrängte Samenflüssigkeit vollständig gegen die Außenwelt ab. Es ist nun das entstanden, was man als den Vaginalpfropf der Nagetiere bezeichnet (Fig. 260a),

Fig. 260a. Vaginalpfropf von Pachyuromys duprasi. (Nach Lataste, 1882[40], aus Godlewski, zit. in [1]) zur Vorrede.)

eine Bildung, die außer den genannten Formen auch dem Stachelschwein und wohl noch vielen anderen zukommt[40]. Der Pfropf selbst bleibt längere Zeit — beim Meerschweinchen vier bis neun, bei der Hausmaus zwanzig bis dreißig Stunden — als fest abschließende Masse in den weiblichen Begattungswegen liegen, bis er später, nachdem längst die Befruchtung der Eier sicher vollzogen ist, unter zunehmender Erweichung ausgestoßen wird.

Derartigen Verschlußpfropfen der weiblichen Geschlechtswege begegnet man weit zerstreut hier und da im Tierreiche. Sie füllen zumeist dann nicht nur das Innere der weiblichen Geschlechtswege aus, sondern sie quellen über deren äußere Mündung als ein deutlich sichtbares Merkmal, als ein Merkmal der vollzogenen Begattung vor, weshalb man seit langem diese Bildungen mit dem Namen „Begattungszeichen" belegt hat. Ein solches einfachster Art tragen beispielsweise die begatteten Krebsweibchen der Gattung Cambarus[41], wo der Annulus ventralis nach vollzogener Spermaaufnahme mit einem wachsartig verhärtenden, aus seiner Mündung vorragenden Sekretpfropf verschlossen wird (vergl. oben S. 161). Ein solches Zeichen weisen die zu den Rundwürmern zu zählenden Acanthocephalen auf[42], wo man bei dem begatteten Weibchen eine dem Hinterende kappenförmig aufsitzende bräunliche Masse antrifft, welche die trichterförmig erweiterte Öffnung des Vaginalkanals sowie diesen selbst völlig ausfüllt und von dem Männchen als ein Produkt seiner Genitalanhangsdrüsen zurückgelassen worden ist. Die Aufgabe des Pfropfes ist leicht dargetan. Reißt man die Sekretkappe ab, so fließt das Sperma sofort aus der Vagina aus. Auch echte Nematoden, und zwar die Weibchen der Sclerostomiden[43], präsentieren nach vollzogener Begattung einen ähnlichen Verschluß ihrer Geschlechtsöffnung. Derartiges scheint weiter bei gewissen Spinnen auftreten zu können, bei Weibchen der Gattung Argenna[44] sind die Eingänge zu den Samen-

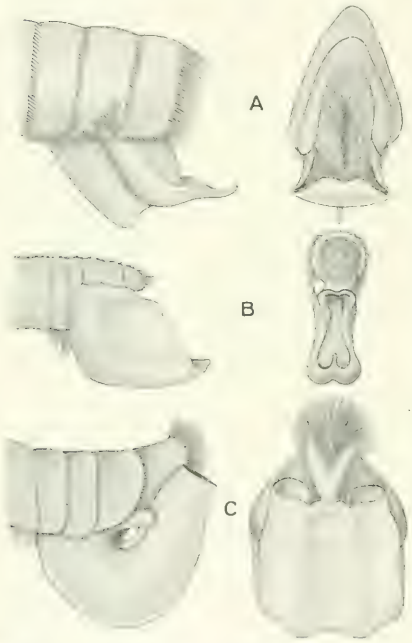


Fig. 261. Begattungszeichen weiblicher Apollofalter (in der linken Reihe von der Seite, in der rechten von hinten gesehen). (Nach Elwes[45].) A von Parnassius apollo, B von Parn. hardwickii, C von Parn. charltonius.

taschen nach der Kopula von flach gewölbten Deckelchen überzogen, deren feinkörnige Substanz sehr wahrscheinlich vom Männchen abgeschieden und zurückgelassen worden ist.

Als Begattungszeichen zu deuten sind dann wohl auch die merkwürdigen Anhänge, welche die weiblichen Apollofalter nach vollzogener Begattung mit sich herumtragen[45]. Sie erscheinen zumeist taschenartig, in bald einfacher, bald komplizierter, aber in einer für jede einzelne Art durchaus konstanten Gestalt und haften unmittelbar der Umgebung der weiblichen Geschlechtsöffnung an (Fig. 261). Sie werden während der Begattung selbst gebildet, sehr wahrscheinlich durch ein vom Männchen geliefertes Drüsensekret, das sich als zähflüssiger Stoff über die eng miteinander verbundenen Hinterleibsenden ergießt, hier erstarrt und so zunächst bei der mehrere Stunden dauernden Paarung einen festen Halt der Geschlechter herbeiführt. Wenn dann die Trennung erfolgt, so bleibt die erhärtete Masse als hornartiger Abguß des männlichen Kopulationsapparates zurück und wird vom Weibchen lange Zeit mit sich getragen. Außer bei der Gattung Parnassius sind übrigens solche Anhänge auch noch bei anderen Tagfaltern festgestellt worden, bei der tropischen Acraea[46], bei Lühdorfia, Eurycus, Euryades[47].

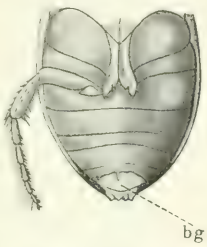


Fig. 262. Hinterleib eines weiblichen Dytiscus marginalis mit anhaftendem Begattungszeichen (bg). (Nach Blunck[48].)

Der Begriff dieser Begattungszeichen kann sich dann etwas wandeln. Bei der Darstellung des Paarungsvorganges von Dytiscus marginalis (vergl. oben S. 210) wurde der massenhaften Sekrete Erwähnung getan, welche zusammen mit dem Sperma in das weibliche Aufnahmeorgan zur Bildung einer Art von Spermatophore ergossen wurden. Diese breiigen Massen von weißlicher Färbung erfüllen schließlich die ganze Begattungstasche, sie fließen über und sinken in lang ausgezogenen Fäden zu Boden, werden aber dabei zum größeren Teil von den Parameren des Männchens aufgefangen und gegen die Unterseite der weiblichen Hinterleibsspitze gepreßt. Wenn sie dann hier erstarrt sind, so bilden sie jetzt ein weibliches Begattungszeichen, welches das Hinterende des Käfers bedeckt (Fig. 262) und einen festen äußeren Abschluß der im Inneren gelegenen Spermatophorensubstanzen herbeiführt[48].

Noch viel offenbarer erscheinen als unmittelbare Teilstücke übertragener Spermatophoren die mächtigen Sekretmassen, die man am Hinterende der eben begatteten Weibchen von Grillen und Laubheuschrecken antrifft[49]. Auch sie ragen aus der weiblichen Geschlechtsöffnung vor, erscheinen von schleimiger Beschaffenheit, umhüllen die eigentlichen Spermabehälter und werden wie diese von dem männlichen Körper abgeschieden. Ihre Form und Größe ist eine sehr wechselnde, zuweilen erreichen sie einen ganz exzessiven Umfang (Fig. 263). Hatte schon bei Dytiscus das Begattungszeichen als Teilstück einer Spermatophore nicht mehr die einfache Bedeutung eines bloßen Verschlußpfropfens,

so haben die Schleimmassen des Begattungszeichens der genannten Gradflügler dazu noch eine weitere, ganz neue biologische Bedeutung gewonnen. Sie dienen nämlich einem eigenartigen Freßinstinkt des Weibchens, das zunächst die Gewohnheit annahm, unter Einkrümmung seines Körpers die Spermatophorenhülle nach der Entleerung des Samens aus seiner Geschlechtsöffnung herauszuziehen, mit den Kiefern zu ergreifen und zu verzehren. Um vor diesem Freßinstinkt, nachdem er sich einmal ausgebildet hatte, den eigentlichen Samenbehälter mit seinem Spermainhalt zu schützen, mögen dann diese mächtigen akzessorischen Schleimmassen vom Männchen beigefügt worden sein. An ihnen findet der Trieb des Weibchens so lange seine erste Befriedigung, bis das Sperma sicher aus seinem Behälter in die weiblichen Geschlechtswege übergetreten ist. Einen „Spermatophylax" hat man daher dieses Begattungszeichen genannt.

Wahrhafte Reste von Spermatophorenhüllen sind die Begattungszeichen eines diplopoden Tausendfüßlers, des Chordeuma[50]. Da sind die Geschlechtsöffnungen der Weibchen nach vollzogener Begattung von einem dicken braunen

Fig. 263. Weibchen von Ephippigera limbata nach eben vollzogener Begattung. (Nach Gerhardt, 1914[49].)

Kissen überklebt, dessen zähe, festverkittete Masse sich aus Spermatophorensubstanz herleitet und lange erhalten bleibt.

Nicht weniger wirksam als durch das Ergießen von gerinnenden Drüsensekreten können Männchen aber auch unmittelbar durch die Betätigung ihres Begattungsorganes selbst ein Zurückfließen des Spermas verhüten. Dafür geben uns ein Beispiel ab die hundeartigen Raubtiere. Die Begattung der Hunde[51] verläuft in einer ersten Phase durchaus derart, daß der Hund von hinten auf die Hündin aufsteigt und unter schiebenden Bewegungen das erigierte Glied einführt. Die Erektion schreitet vom distalen zum proximalen Ende des Gliedes fort, es schwillt also zuletzt erst in maximaler Ausdehnung die Region des Schwellknotens an, die wir oben (S. 246) bereits des genaueren kennen gelernt haben. Es kommt der Schwellknoten im besonderen in den Anfangsteil des Scheidenvorhofs (vergl. oben Fig. 260, S. 273) zu liegen, an dessen Wänden er sich bei voller Erektion fest verankert. Ist dies geschehen, so steigt alsdann der männliche Hund ab, tritt mit seinem einen Hinterbein über den eingeführten Penis

hinweg und wendet sich mit seinem Vorderkörper nach der entgegengesetzten Seite, so daß beide Geschlechter mit noch verbundenen Genitalien voneinander abgewendet stehen (Fig. 264). Es ist der Zustand des sog. „Hängens" eingetreten, der über eine halbe Stunde andauern kann. Er kann mechanisch nur dadurch zustande kommen, daß der an Eichel und Schwellknoten sich anschließende dünne Penisschaft (vergl. Fig. 239, S. 249) auch im Zustand der Erektion biegsam bleibt und einer Verdrehung keinen Widerstand entgegensetzt. Der Schwellknoten als solcher ändert seine Lage in keiner Weise, er bleibt wie bei der ersten Einführung mit seinem gewölbten Teil nach oben in dem Scheidenvorhof liegen. In der ganzen Zeit des Hängens dauert die Ejakulation an, aber während das Ejakulat in der ersten Paarungsphase sehr reich an Spermatozoen ist, nimmt späterhin deren Zahl immer mehr ab, bis schließlich eine völlig klare, von Sperma-

Fig. 264. Sich paarende Wölfe, im Vordergrund im Zustande des „Hängens". (Nach einem alten Jagdbuch[52].)

tozoen freie Flüssigkeit am Schluß der Kopula ergossen wird. Es ergibt sich aus dem allen ohne weiteres, daß der Schwellknoten durch den von ihm herbeigeführtenVerschluß des Scheideneinganges in wirksamer Weise ein Zurückfließen des Spermas verhütet, weiter aber infolge seiner so lange andauernden Wirksamkeit zugleich das zuerst ergossene samenreiche Ejakulat durch die nachfolgenden Flüssigkeitsmassen tief in die weiblichen Geschlechtswege hineinspülen läßt. Das wird um so bedeutungsvoller, wenn man erwägt, daß Samenblasen, deren Sekret, wie wir oben sahen, für die Weiterbeförderung des Spermas innerhalb der weiblichen Geschlechtswege so wichtig ist, den Hunden völlig fehlen.

Eine ganz ähnliche Rolle, wie sie eben von den Hunden geschildert wurde, spielt das Begattungsglied der Drohne bei der Honigbiene. Das Besondere und Abweichende ist hier freilich, daß beide Geschlechter nicht vereinigt bleiben,

sondern daß das männliche Glied unter Loslösung des Männchens abreißt und in der Vagina des Weibchens stecken bleibt, was natürlich den Tod des Männchens durch Verbluten bedeutet. Früher (S. 220) ist bereits geschildert worden, in welcher Weise die Samenübertragung erfolgt, auch hier ist ohne weiteres klar, daß das Zurückbleiben eines Teiles des Begattungsgliedes, und zwar gerade des Teiles, der ursprünglich die Spermatophore enthält, den Übertritt des Spermas in die weiblichen Eileiter völlig sicher stellt. Zumal dieses Verweilen auch hier längere Zeit anhält und die Königin ihr „Begattungszeichen" als ein weißliches, aus der Hinterleibsspitze hervorragendes Gebilde (Fig. 265) nach der Rückkehr vom Hochzeitsfluge noch trägt und sich dessen erst später entledigt[53].

Ob das bei der Betrachtung des Gonopodiums der echten Spinnen bereits geschilderte Abbrechen des Embolus und sein Zurückbleiben in der weiblichen Epigyne in Zusammenhang mit den hier besprochenen biologischen Erscheinungen gebracht werden darf, muß noch unentschieden gelassen werden. Sehr wahrscheinlich ist es nicht, und die gleiche Unwahrscheinlichkeit gilt wohl auch für das Verhalten mancher Schmetterlinge, bei denen nach der Begattung abgebrochene Teile des Penis in der weiblichen Begattungstasche sich finden[54].

Fig. 265. Hinterleibsende einer vom Hochzeitsfluge heimgekehrten Bienenkönigin, mit anhaftendem Begattungszeichen (Bz). (Nach Zander[53].)

Wenn ein wirklicher Verschlußpfropfen der weiblichen Vagina auftrat, so war es stets der männliche Organismus, der das Material zu seiner Bildung lieferte. Aber nun gibt es einen Fall, in dem umgekehrt die weiblichen Genitalwege selbst für das Zustandekommen eines solchen Verschlusses sorgen. Das geschieht bei den Fledermäusen[55]. Die Fortpflanzungsverhältnisse dieser Säuger sind recht eigenartig insofern, als zwar die Paarung bereits im Herbste stattfindet, die Ovulation und Befruchtung des Eies aber erst im nächsten Frühjahr nach der Winterruhe erfolgt. Während dieser ganzen Zwischenzeit erhalten sich die Samenfäden innerhalb der weiblichen Geschlechtswege lebensfrisch. Sie finden sich bei den Vespertilioniden in dem durch sie stark ausgedehnten Uterus zusammengedrängt zu einem rundlichen, bis zur Größe einer Erbse angeschwollenen Ballen von rahmartiger Konsistenz. Und nun wird diese Uterushöhle durch Verstopfung ihres engen Halskanales völlig gegen die Außenwelt abgeschlossen. Bei Vespertilio und Plecotus erfolgt dies durch eine Sekretansammlung, der Leukocyten und abgestoßene Epithelien beigemengt sind, bei Vesperugo noctula aber durch direkte Zellwucherungen. Verdickungen des submukosen Bindegewebes engen das Lumen des Halskanales ein, gleichzeitig verhornen die Epithelzellen des Kanals und bilden einen zusammengepreßten Strang, der das Lumen völlig ausfüllt und bis in die Vagina

hineinreicht, deren innerster Abschnitt gleichfalls von zerfallenden Epithelzellen erfüllt ist. Dieser Zustand dauert während des ganzen Winters an und erst im Frühjahr erfolgt ein Ausstoßen des Epithelstranges und der sonstigen Wucherungskomplexe, worauf Epithelregeneration einsetzt.

Ein etwas abweichendes Verhalten scheint sich nur bei der Familie der Rhinolophiden zu finden. Wohl überwintert auch da das im Herbst übertragene Sperma, aber diese Überwinterung erfolgt in der Vagina, nicht im Uterus. Und wohl liefern auch hier die weiblichen Geschlechtswege das Sekret, welches den Spermaballen als schleimige Masse umhüllt und zugleich bei der Verhärtung einen die Vagina erfüllenden Vaginalpfropfen bildet, aber es darf wohl hier als sicher gelten, daß auch der männliche Organismus an dessen Bildung teil hat, im besonderen an der Bildung von dessen zentralem, gelblich erscheinenden Kern, um den die Spermatozoen angehäuft liegen. Eine mächtig entwickelte Urethraldrüse der männlichen Tiere scheidet wohl das entsprechende Sekret ab.

Aktiv zeigt sich bei den Vorgängen der Paarung das männliche Tier und sein Organismus, dem weiblichen fällt die passive Rolle zu. Nur selten kehrt sich dies Verhältnis ins Gegenteil um. Da kommt das weibliche Tier dem begehrenden Männchen entgegen durch die Haltung seines Körpers, durch prononzierte Darbietung seiner Geschlechtsteile, wie es vielleicht am ehesten bei Säugetieren zu beobachten ist. Da kann aber der weibliche Organismus noch sehr viel aktiver sich gebärden. Etwa bei unserer Stubenfliege (Musca domestica)[56]. Wohl leitet auch da das Männchen zunächst die Paarung ein, indem es auf den Rücken des größeren Weibchens springt und sein Abdomen gegen die Hinterleibsspitze des Weibchens herunterbiegt. Aber die eigentliche Vereinigung der Geschlechter wird erst dadurch möglich, daß das Weibchen seinen vorstreckbaren Ovipositor (vergl. Kapitel 19) vorschiebt und in die an der Unterseite des männlichen Abdominalendes gelegene Genitalhöhle, welche die Kopulationsorgane des Männchens in sich birgt, einführt (Fig. 266). Ja, noch mehr. Der Endabschnitt des weiblichen Eileiters weist beiderseits je einen häutigen Sack auf, es schwellen diese Säcke alsbald nach der Einführung des Ovipositors zu mächtigen Blasen an und fixieren so durch den von ihnen ausgeübten Druck die Lage der beiderseitigen Genitalsegmente in der zur Einführung des Penis in die Vagina geeigneten Lage (wozu man des näheren im folgenden Kapitel S. 302 vergleichen möge). Es können in der gleichen Insektenordnung der Fliegen sogar eigens am weiblichen Körper besondere Einrichtungen sich entwickeln, die allein dazu dienen, die mechanisch notwendigen Grundlagen für das Zustandekommen der Paarung zu liefern. Es ist dies der Fall bei den Conopiden[57]. Die Initiative zur Paarung geht auch hier aus von dem Männchen, das sich auf dem Rücken des Weibchens festsetzt und in dieser reitenden Stellung längere Zeit umhergetragen wird, bis es dem Weibchen gefällt, aus seiner passiven Rolle herauszutreten und seinem Abdomen die Stellung zu geben, welche allein die Vereinigung der Kopulations-

organe ermöglicht. Es wird nämlich im Ruhezustand von den Weibchen dieser Fliegen das Abdomen in eigenartiger Weise stark abwärts gebeugt und eingekrümmt getragen, zur Kopula aber müssen die eingekrümmten Abdominal-

Fig. 266. Sagittalschnitt durch ein in Paarung begriffenes Pärchen der Stubenfliege (Musca domestica). (Nach Berlese[56].) am Afteröffnung des Männchens, at Genitalhöhle des Männchens, aw Afteröffnung des Weibchens. bl durch die Schwellblasen aufgetriebener Teil des Ovipositors (op), p Penis.

segmente gestreckt und nach oben gekehrt werden. Und dazu hat sich nun ein besonderer Mechanismus herausgebildet (Fig. 267). Es besteht derselbe aus dem sog. „unpaaren Organ", einem hornartigen Vorsprung der Ventralseite des Abdomens, der im besonderen einer Verlängerung der Bauchplatten des fünften

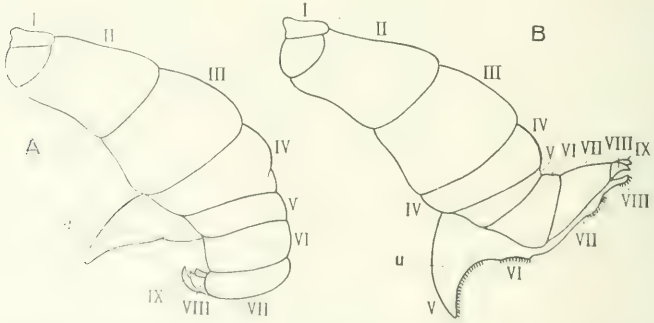


Fig. 267. Abdomen des Weibchens von Conops vesicularis, von der Seite gesehen: A in Ruhehaltung, B in Paarungsstellung. (Nach Streiff[57].) u unpaares Organ, I—IX Abdominalsegmente.

Abdominalsegmentes seine Entstehung verdankt. Seine Vorderfläche ist glatt, seine Hinterkante von kleinen Borstenfüßchen besetzt, die dann auch auf den nach hinten folgenden Bauchplatten sich in schwächerer Ausbildung wieder-

holen. Das Ganze wirkt als Hebel. Gegen eine Unterlage gestemmt fixiert die Vorrichtung zunächst das Abdomen, gibt aber dann vor allem ein festes verlängertes Widerlager ab für die inneren Streckmuskeln, die von hier aus wirkend die letzten Abdominalsegmente in scharfem Winkel nach oben kehren (Fig. 267 B) und so die zwischen achtem und neuntem Abdominalsegment gelegene Genitalöffnung dem männlichen Kopulationsorgan entgegenführen. Innerhalb der Familie der Conopiden sind übrigens diese Vorrichtungen verschieden hoch ausgebildet, am vollendetsten sind sie bei Conops und Physocephala ausgeprägt, weniger stark bei Myopa und Sicus, wo nur eine Geradestreckung, keine Hebung der Abdominalsegmente möglich ist.

Und selbst an dem mechanischen Vorgang der Einführung des männlichen Begattungsgliedes können weibliche Geschlechtswege aktiven Anteil nehmen. Wir haben früher (vergl. S. 101, Fig. 86) den eigenartigen Fall der Selbstbegattung bei einem Bandwurm, bei Anthobothrium musteli, kennen gelernt, wobei der Penis tief in die weibliche Vagina eingeschoben wird. Nun, dieses Einschieben erfolgt in einer sehr eigenartigen Weise[58]. Es mangelt dem langen Begattungsglied durchaus die nötige Steifheit, um in selbsttätigem Vordringen sich in die weibliche Vagina einzubohren. Es gelingt das zwar gerade noch der Spitze des Penis, dann aber setzen peristaltische Bewegungen der muskulösen Vaginalwand ein, die wellenförmig nach dem Inneren verlaufen und mit sich das schlaffe Penisrohr nach innen führen.

Fig. 268. Genitalapparat der Limapontia depressa. (Nach Pelseneer[59].) bg Begattungsgang, dr männliche Anhangsdrüse, ei Eiweißdrüse, od Eileiter, p Penis, rs Receptaculum seminis, sd Schleimdrüse, sg Samenleiter, vg Eierlegegang, zd Läppchen der Zwitterdrüse, zg Zwittergang.

Am stärksten zeigt der weibliche Organismus eine selbständige eigene Betätigung im Zusammenhange des Begattungsaktes wohl dann, wenn er eine besondere, von der ursprünglichen Geschlechtsöffnung unabhängige Begattungsöffnung, einen besonderen Begattungsweg zur Ausbildung bringt. Das kann in selbständiger Form in ganz verschiedenen Tierklassen vor sich gehen. Wir finden es so bei zwittrigen Schnecken, bei zahlreichen Hinterkiemern (Elysien, Limapontien), wo der ursprünglich zweifellos einheitliche weibliche Geschlechtsgang sich gespalten hat, so daß alsdann, da bei diesen Zwittergeschöpfen ja zugleich auch ein männlicher Geschlechtsgang besteht, nunmehr nicht weniger als drei Geschlechtsausführgänge gleichzeitig an demselben Geschlechtstier anzutreffen sind (triauler Zustand)[59]. Nehmen wir ein spezielles Beispiel, so liegt bei Limapontia (Fig. 268) der ursprüngliche Vaginalgang mit seiner Mündung nahe dem männlichen Geschlechtsporus, wogegen der abgespaltene Begattungsgang beträchtlich weit nach hinten verschoben ist. Es können aber auch alle drei Gänge ganz nahe beieinander liegen, wie es ein bei einer früheren Gelegenheit gebotenes Beispiel zeigt (vergl. Fig. 186 B, S. 204). Bei der Paarung, die ja eine wechsel-

seitige ist, nimmt dann, wenn beide Tiere sich mit entgegengesetzt gewendeten Köpfen längsseits aneinander legen (Fig. 269), der Begattungsgang den Penis des Partners auf, der ursprüngliche Vaginalgang dient allein noch zur Ablage der Eier[60]. Ganz vereinzelt tritt die Ausbildung eines besonderen Begattungsganges neben einem Eierlegegang auch bei den getrennt geschlechtlichen Prosobranchiern auf, wir haben dafür ein Beispiel bereits früher in Nerita kennen gelernt (vergl. Fig. 65, S. 78).

Des weiteren finden sich in allen Hauptgruppen der Gliedertiere einzelne Familien oder größere systematische Einheiten, welche einen besonderen Begattungsgang erworben haben. So unter den Krebstieren in der Ordnung der Copepoden die Familien der Cyclopiden und Harpacticiden[61]. Hier nimmt das Receptaculum seminis durch einen besonderen, median und ventral gelegenen unpaaren Porus zunächst den Inhalt der angeklebten Spermatophoren auf und leitet ihn dann durch seitliche Gänge erst der eigentlichen Vagina jeder Seite zu.

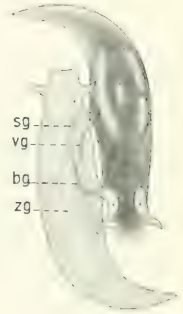


Fig. 269. Zwei Individuen eines triaulen Hinterkiemers (Cenia cocksi) in Paarung. (Nach Pelseneer[60].) bg Begattungsgang, sg Samengang, vg Eierlegegang, zg Zwittergang.

Unter den Spinnentieren wären in diesem Zusammenhange zunächst die echten Spinnen zu nennen. Wir haben von ihnen bei einer früheren Gelegenheit (vergl. Kapitel 7, S. 143) bereits ausführlich die komplizierten Epigynalbildungen kennen gelernt, welche zur Aufnahme des männlichen Samenüberträgers dienen. Nun, die Einführungsgänge dieser Epigynen lagen ursprünglich im Inneren der durch eine quere Spalte nach außen sich öffnenden Vagina als Zufuhrkanäle der Receptacula seminis, sonderten sich aber bei den weitaus meisten Spinnen von dem primären Vaginalgang ab und gewannen damit zugleich selbständige äußere Öffnungen eben in dieser Epigyne (vergl. Fig. 123 B, S. 143)[62]. Die primäre Vaginalöffnung hat alsdann mit der Samenübertragung gar nichts mehr zu tun, sie dient wiederum nur noch der Ablage der Eier.

Ganz ähnliches gilt von zahlreichen Milben, von den Tyroglyphiden, Sarcoptiden und anderen[63]. Auch da dient der an der vorderen Basis des Abdomens gelegene ursprüngliche Vaginalspalt nur noch zur Ablage der Eier, wogegen der Penis des männlichen Tieres bei der Begattung (vergl. Fig. 177, S. 196) von einem besonderen Gang aufgenommen wird, der hinter dem After durch einen kleinen Porus nach außen mündet, nach innen sich zu einem Receptaculum seminis erweitert (Fig. 270). Zwei kurze Kanäle leiten von letzterem den empfangenen Samen in die Ovarien weiter, wo die Befruchtung der Eier erfolgen kann. Zuweilen, so bei Trichotarsus osmiae, ist dieser Begattungsgang zunächst durch eine feine Membran der Körperhaut verschlossen und muß erst von der stark chitinisierten Spitze des Penis bei der Kopula, die wie bei vielen Milben bereits auf dem Nymphenstadium der Weibchen stattfindet, durchbohrt werden.

Unter den Insekten endlich begegnen wir einem besonderen Begattungsgang zunächst innerhalb der Ordnung der Neuropteren in dem ganz vereinzelten Fall der Weibchen von Raphidia[63]. Es mündet hier dieser besondere Gang nach außen aus auf der Ventralseite des achten Abdominalsegmentes, führt nach innen in eine Begattungstasche und in eine Samentasche (Fig. 271), wogegen der Eileiter seine direkte Fortsetzung nach hinten in einer langen Legeröhre findet und auf deren Spitze sich spaltförmig öffnet. Es ist zweifellos, daß die Ausbildung der langen geschlossenen Legeröhre, welche wohl zur Eiablage vorzüglich geeignet, zur Aufnahme eines Begattungsgliedes aber gänzlich unfähig ist, mit der Bildung dieses Begattungsganges in Zusammenhang zu bringen ist.

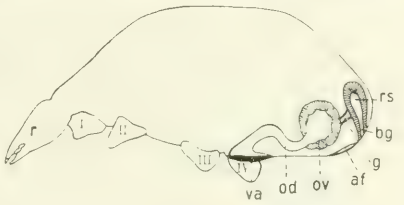


Fig. 270. Längsschnitt durch den Körper der weiblichen Nymphe einer Milbe, Trichodactylus anonymus. (Nach Nalepa, II[63].) af Afteröffnung, bg Begattungsgang, g Verbindungsgang zu den Ovarien, od Eileiter, ov Ovarium, r Rüssel, rs Receptaculum seminis, va Vaginalöffnung, I—IV die Ansatzstellen der vier Beinpaare.

Allgemein fixiert sind solche Verhältnisse bei den Schmetterlingen[65]. Wohl findet sich bei einigen primitiven Familien, wie den Hepialiden, Micropterygiden, Adeliden und anderen, noch eine einfache weibliche Geschlechtsöffnung vor, bei der Mehrzahl aber ist eine Scheidung eingetreten in eine am hinteren Körperende unterhalb des Afters gelegene Vaginalöffnung, die zur Ablage der Eier dient, und in eine Begattungsöffnung auf der Ventralfläche des

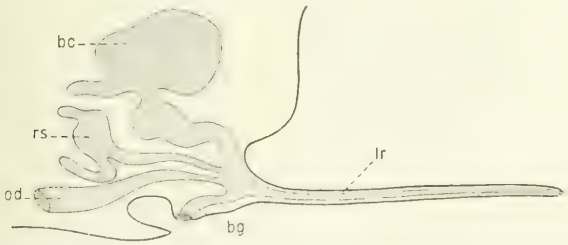


Fig. 271. Schema des weiblichen Genitalapparates von Raphidia notata, in seitlicher Ansicht. (Kombiniert nach Stitz[64].) bc Bursa copulatrix, bg Begattungsgang, lr Legeröhre, od Oviduct, rs Receptaculum seminis.

achten Abdominalsegmentes, die zur Aufnahme des männlichen Begattungsgliedes bestimmt ist und nach innen in eine mächtige, von Chitin ausgekleidete Begattungstasche führt (Fig. 272). Ein besonderer Verbindungsgang leitet dann auch hier das in Form einer Spermatophore übertragene Sperma aus dieser Bursa copulatrix in das Receptaculum seminis über, wo es bis zu seiner endgültigen Verwendung verweilt.

Ganz sonderbar verhält sich im Zusammenhange dieser Erscheinungen die Bettwanze (Cimex lectularius)[66]. Da trägt das erwachsene Weibchen auf der Ventralseite der rechten Körperhälfte am Hinterrand des vierten Abdominal-

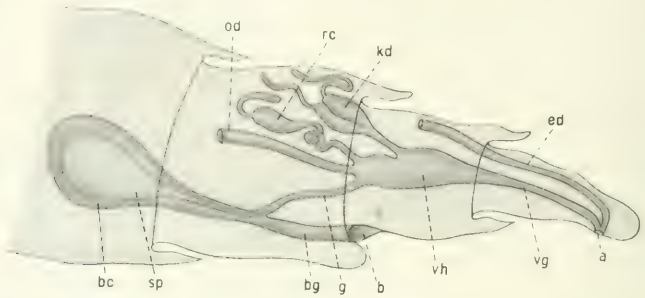


Fig. 272. Schematische Darstellung des weiblichen Genitalapparates eines Kleinschmetterlings, in Seitenansicht. (Entworfen im Anschluß an Stitz[65].) a Mündungsstelle von Enddarm und Vagina, b Mundung des Begattungsganges, bc Bursa copulatrix, bg Begattungsgang, ed Enddarm, g Verbindungsgang, kd Kittdrüsen, od Ovidukt, rc Receptaculum seminis, sp Spermatophore, vg Vaginalgang, vh Sammelraum zur Aufnahme der verschiedenen Teile des Genitalapparates.

segmentes eine tiefe Tasche, die innen von einem dichten Borstenbesatz ausgekleidet ist und durch einen Schlitz nach außen mündet (Fig. 273A). Das ist

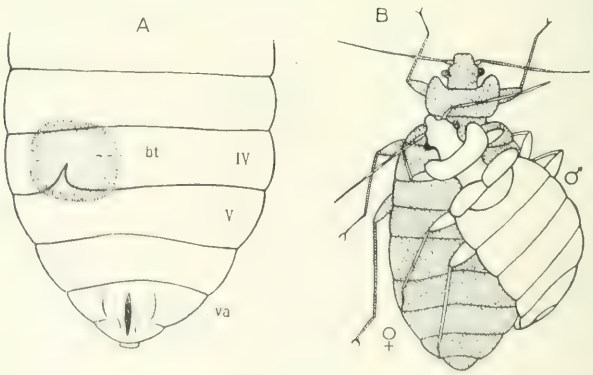


Fig. 273. A Äußere Geschlechtsteile des Weibchens der Bettwanze, in ventraler Ansicht des Abdomens, B Pärchen der Bettwanze in Paarung (das Weibchen punktiert). (Nach Hase[66].) bt Kopulationstasche, va Vagina, IV, V Abdominalsegmente.

eine Kopulationstasche. Bei der Begattung legt sich das Männchen von der rechten Seite her schräg über den Rücken des Weibchens, klammert sich an dessen Körperrändern fest und führt dann unter Umbiegen seiner Hinterleibsspitze

von oben her den säbelförmigen Penis in die Kopulationstasche ein (Fig. 273 B). Nach der Kopula erscheint diese Tasche prall von Spermatozoen gefüllt. Zur Übertragung der letzteren wird also niemals die am Hinterende des weiblichen Körpers gelegene spaltförmige Vagina benutzt, Vaginalgang wie Receptacula seminis sind daher bis zu diesem Zeitpunkt stets völlig frei von Samenfäden. Erst später zeigen sich solche darin und können dann die Befruchtung der austretenden Eier vornehmen. Wie der Samen aber freilich in die eigentlichen weiblichen Geschlechtswege hineingelangt, ist eine noch offene Frage.

Verwickelter liegen die entsprechenden Verhältnisse bei den parasitischen Plattwürmern. Da treffen wir zunächst unter den Bandwürmern Formen an, welche wiederum — die Tiere sind ja Zwitter — drei Geschlechtsöffnungen entwickelt zeigen, eine männliche und zwei weibliche. Von letzteren dient die eine, als Vagina bezeichnet, ausschließlich als Begattungsgang, die zweite, morphologisch als Mündung des Uterusschlauches zu kennzeichnen, allein zur Ableitung der Eier. So ist es vor allem bei den Bothriocephalen[67]. Solche Organisation zeigen durchweg bei den Trematoden auch die sog. monogenetischen Formen, nur daß der weibliche Begattungsgang hier bald unpaar, bald paarig sein kann. Sie wird dargeboten auch noch von den digenen Trematoden, also den Distomeen, hier aber in einer eigenartig modifizierten, gewissermaßen rudimentären Form[68]. Auch da sind drei Geschlechtsöffnungen vorhanden, eine männliche und zwei weibliche (Fig. 274). Von letzteren entspricht auch hier die eine dem ursprünglichen Begattungsgang (Vagina), die zweite ist die Mündung des Uterusschlauches. Aber eigenartigerweise hat der erstgenannte, auf der Rückenfläche ausmündende Gang die ihm zukommende physiologische Funktion eingebüßt, während er morphologisch als Laurerscher Kanal vielfach seinen Bestand bewahrt. Seine

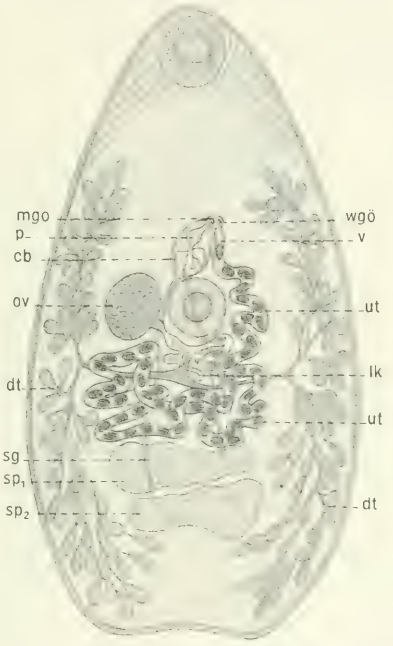


Fig. 274. Distomum endolobum aus dem Darm des Frosches, von der Bauchseite. (Nach Looss[70].) cb Cirrusbeutel, dt Dotterstock, lk Laurerscher Kanal, mgö männliche Geschlechtsöffnung, ov Ovarium, p Penis, sg Samenleiter, sp Spermarien, ut Uterus, v Endabschnitt des Uterus, wgö weibliche Geschlechtsöffnung.

Funktion ist übergegangen auf den Endabschnitt des Uterusschlauches, der nunmehr hier neben der Abfuhr der Eier zugleich die Aufnahme des männlichen Begattungsgliedes übernommen hat, wozu wir Tatsächliches ja früher schon kennen gelernt haben (vergl. S. 97, Fig. 83). Nur ganz vereinzelt scheint noch eine Paarung unter Vermittlung des Lauerschen Kanals stattzufinden, eine solche ist beispielsweise bei Liolope copulans beobachtet worden, wo dieser Kanal dann auch sehr lang und relativ weit geblieben ist[69].

In manchen der geschilderten Fälle ist es gar nicht so einfach zu entscheiden, welcher von den getrennten Begattungs- und Eierlegegängen dem ursprünglich einheitlichen Vaginalgang als der Fortsetzung des Eileiters ent-

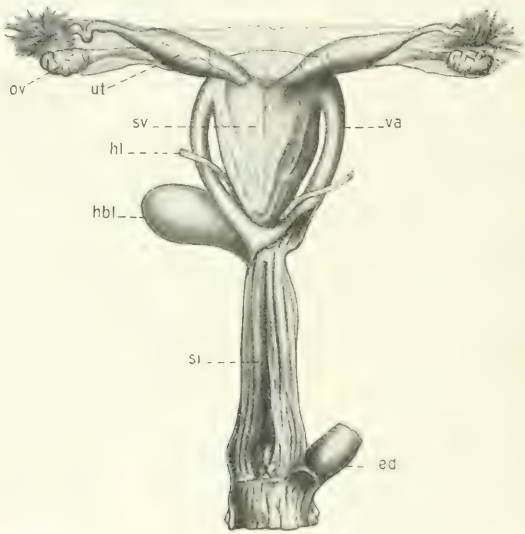


Fig. 275. Weiblicher Urogenitalapparat von Phalangista vulpina. (Nach Brass[72].) ed Enddarm, hbl Harnblase, hl Harnleiter, ov Ovarium, si Urogenitalsinus, sv medianer Vaginalsinus, ut Uterus, va seitliches Vaginalrohr.

spricht. Im allgemeinen möchte man wohl eher der Annahme einer Neubildung des Begattungsganges zuneigen, doch ließe sich schon bei dem Falle des Netzflüglers Raphidia sehr wohl denken, daß der jetzige Begattungsgang der ursprüngliche Mündungsgang des Ovidukts gewesen sei und daß der lange, die Legeröhre durchziehende Kanal eine Neubildung darstelle. Für die ganz entsprechenden Verhältnisse der Schmetterlinge könnte man eine direkte Stütze für eine solche Anschauung darin erblicken, daß bei den primitiven Familien mit einfacher weiblicher Geschlechtsöffnung diese letztere durchaus der Begattungsöffnung der übrigen entspricht[71]. Und nun gibt es eine Tiergruppe, bei welcher nicht

der geringste Zweifel darüber bestehen kann, daß tatsächlich ein weiblicher Ausführweg als sekundäre Bildung neu entstanden ist. Das sind die Beuteltiere[72]. Betrachten wir zunächst die morphologischen Verhältnisse des weiblichen Genitalapparates dieser Säuger, so wie sie sich dem Beschauer äußerlich darstellen. An den langen Urogenitalsinus schließen sich zwei Vaginalrohre an (Fig. 275, 276), die in bogenförmigem Verlaufe symmetrisch zu beiden Seiten der Mittellinie nach innen ziehen. Die Mittellinie selbst wird eingenommen von

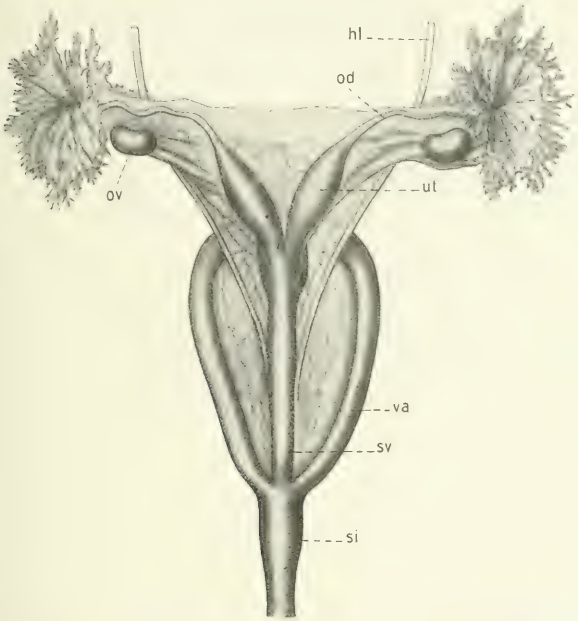


Fig. 276. Weiblicher Urogenitalapparat von Macropus benetti. (Nach Brass[72].) hl Harnleiter, od Ovidukt, ov Ovarium, si Urogenitalsinus, sv medianer Vaginalsinus, ut Uterus, va seitliches Vaginalrohr.

einem unpaaren Gebilde, das zunächst bei vielen Formen, bei Didelphyiden und Phalangeriden etwa, als eine Art Bruchsack von dem proximalen Ende der paarigen Scheidenrohre her sich zwischen dieselben einschiebt und distalwärts abgeschlossen erscheint (Fig. 275), bei anderen aber, und zwar bei den Macropodinen, mit seinem äußeren Zipfel Anschluß an den Urogenitalsinus gewinnt und in diesen einmündet (Fig. 276). Es ist so neben den paarigen Vaginalrohren noch ein drittes unpaares Scheidenrohr entstanden, das übrigens seiner Anlage nach gleichfalls paarig ist, wie ein in seiner Mitte verlaufendes, bald stärker,

bald schwächer entwickeltes Septum beweist. Es steht außer jedem Zweifel, daß morphologisch das paarige Vaginalsystem das ursprüngliche ist und daß das unpaare eine Neubildung darstellt. Es ist weiter sicher erwiesen, daß physiologisch das erstere als Begattungsweg fungiert; bei einem unmittelbar nach der Paarung erlegten Weibchen von Macropus major fand man die seitlichen Vaginalgänge durch das empfangene Sperma enorm aufgetrieben. Und ebenso ist jetzt wohl auch als sicher erwiesen anzunehmen, daß der mittlere Scheidengang, als mittlerer Scheidenblindsack oder Vaginalsinus gewöhnlich bezeichnet, einen Geburtsgang darstellt. Freilich einen solchen höchst eigenartiger Form. Er tritt selbst da in die Erscheinung und in Funktion, wo der Vaginalsinus noch einen geschlossenen Bruchsack zeigt, und zwar alsdann unter Vermittelung einer besonderen Spalte, welche sich zwischen dem Hinterende des Vaginalsinus und dem Vorderrande des Urogenitalsinus mitten im Bindegewebe herausbildet. Das Junge passiert also bei der Geburt nach dem Verlassen des Uterus zunächst den Vaginalsinus, dann die Bindegewebsspalte und endlich den Urogenitalsinus, ein Vorgang, wie er bei Perameles und Dasyurus des genaueren verfolgt worden ist. Dabei ist die Bindegewebsspalte ein durchaus temporäres Gebilde, sie ist nie von Epithel ausgekleidet und schließt sich wenige Tage nach der Geburt wieder vollständig, um sich dann freilich bei einem neuen Geburtsakte von neuem auszubilden. Es besteht eine ähnliche vergängliche Verbindung zwischen Vaginal- und Urogenitalsinus ferner bei Phascolomys wombat, bei Trichosurus, während sie bei Tarsipes zu einer dauernden geworden zu sein scheint. Und das ist dann allgemeine Regel bei den Känguruhs, den Macropodinen, zum wenigsten bei denjenigen Weibchen dieser Familie, welche bereits einmal geboren haben. Bei jungfräulichen Weibchen fehlt auch hier noch zumeist der kontinuierliche Zusammenhang, er bildet sich erst im Anschluß an den ersten Geburtsakt aus, um dann dauernd bestehen zu bleiben. Aber das nachträgliche, akzessorische dieses medianen Verbindungsganges prägt sich selbst bei älteren Weibchen noch darin aus, daß die vielfach gefaltete Wand des Ganges keine vollkommene Schleimhautauskleidung besitzt, daß das Ganze vielmehr den Eindruck einer nachträglich mit Epithel ausgekleideten Spalte macht. Auch hier bei den Känguruhs hat direkte Beobachtung die Benützung des medianen Vaginalsinus als Geburtsgang wirklich dargetan.

Der Ausbildung eines besonderen, ausschließlich der Einführung des Penis dienenden weiblichen Begattungsganges steht gegenüber eine völlige Ausschaltung weiblicher Genitalwege bei diesem Vorgange. Eine solche Ausschaltung ist ohne weiteres verständlich, wenn eine weibliche Geschlechtsöffnung völlig fehlt. So ist es bei dem getrennt geschlechtlichen Cestoden Dioicocestus, dessen wir bereits früher (S. 63) einmal gedacht haben[73]. Da endet die Vagina blind innerhalb des Körperparenchyms und die Samenübertragung kann nur in der Weise stattfinden, daß der mit starken Haken bewaffnete Penis des männlichen Tieres die Körperhaut des Weibchens an einer beliebigen Stelle durchstößt, innerhalb der Parenchymmasse dann bis zum Vaginalrohr vordringt und in das-

selbe sein Sperma absetzt. Ähnliches hat man auch bei anderen Vogelbandwürmern feststellen können[74], so bei der Taenia polymorpha und vor allem bei Schistotaenia macrorhyncha, wo die ganze Vagina überaus stark zurückgebildet ist und der mächtige, mit Haken besetzte Penis im Inneren des Parenchyms bis zur Spermatheca vorstoßen muß, um sein Sperma zur Befruchtung der Eier abgeben zu können.

Sehr viel sonderbarer müssen solche Vorgänge dann anmuten, wenn bei der Begattung eine Umgehung weiblicher Geschlechtswege auch da erfolgt, wo dieselben in ihrer normalen Ausgestaltung keinerlei Einbuße erlitten haben. Das zeigen zunächst Strudelwürmer der verschiedensten Gruppen, Rhabdocoela[75], Tricladen[76] und Polycladen[77], bei allen finden sich Formen, die ihren stilettartigen oder mit spitzen Dornen besetzten Penis (Fig. 281 A, S. 295) an beliebiger Stelle tief in das Parenchym des Partners bei der Begattung einstoßen und direkt in die Lückenräume dieses Gewebes die Samenmassen ergießen, wo man sie dann in Massen angehäuft finden kann. Schließlich wandern die Samenfäden dann selbständig in die weiblichen Geschlechtswege ein und an den Ort, wo sie die Befruchtung der Eier zu vollziehen haben. Die entstehenden Wunden werden zunächst durch gerinnende Sekretmassen verschlossen, bleiben aber auch nach der Verheilung noch lange am Körper als Narben zurück. Daneben bestehen die weiblichen Geschlechtswege durchaus unverändert, nur in einem solchen Falle, bei marinen Tricladen, ist bisher wenigstens eine Rudimentation der Spermatheca festgestellt worden.

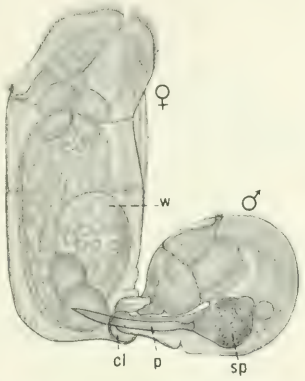


Fig. 277. Begattungsstellung von Diglena catellina. (Nach Weber, 1888[78].) cl Kloakenmündung des Weibchens, p Begattungsglied des Männchens, sp Spermarium, w weiblicher Genitalapparat.

Fast allgemein verbreitet sind solche Erscheinungen bei den Rädertieren[78]. Wohl kann da eine regelrechte Begattung stattfinden, wie beispielsweise bei Diglena catellina, wo die Männchen sich mit ihrem Räderorgan am Fuß der Weibchen festklammern und alsdann unter starkem Zusammenkrümmen des ganzen Körpers ihr von Chitinspangen umschlossenes Begattungsglied tief in die weibliche Geschlechtsöffnung einführen (Fig. 277). Aber da gibt es andere — dazu gehören Hydatina, Anuraea —, bei denen die kleinen Zwergmännchen an einem beliebigen weiblichen Körperabschnitt, dessen Wahl nur bei den gepanzerten Rädertieren auf die vom Panzer freien Körperstellen eingeengt ist, sich festsetzen

Fig. 278. Weibchen von Anuraea aculeata mit mehreren angehefteten Männchen. (Nach Krätzschmar[78].)

und ihren Penis in die Haut des Weibchens einstoßen, wobei nicht selten mehrere Männchen gleichzeitig über ein Weibchen herfallen (Fig. 278). Im allgemeinen scheint das männliche Glied nicht allzutief in den weiblichen Körper einzudringen, es genügt die Schaffung einer kleinen Öffnung, um das Sperma in die Leibeshöhle des Weibchens zu ergießen. Ja, das Männchen von Lacinularia besitzt überhaupt kein Begattungsglied, die Samenübertragung erfolgt allein durch starkes Einpressen der Geschlechtsöffnung in die weibliche Körperhaut. Beiläufig sei erwähnt, daß zwei den Rädertieren verwandtschaftlich wohl nahe stehende Typen, Dinophilus[79] und die Histriobdelliden[80], durchaus den gleichen Begattungsmodus unter Durchbohrung der weiblichen Körperwand an einer beliebigen Stelle aufweisen.

Den unbestreitbaren Höhepunkt in der Herausbildung solcher Gewohnheiten erreichen die Blutegel, und zwar dadurch, daß bei ihnen vielfach besondere

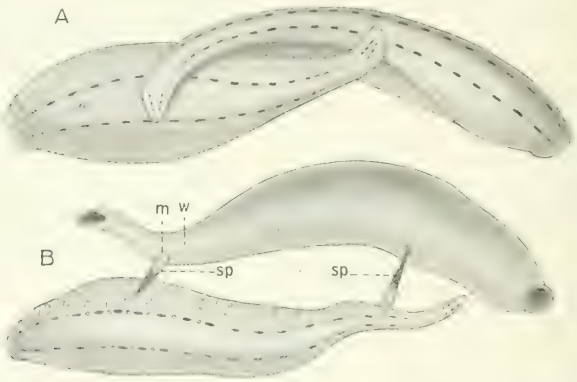


Fig. 279. Begattungsvorgang bei Glossosiphonia complanata. (Nach Brumpt[81].) m männliche, w weibliche Geschlechtsöffnung, sp Spermatophoren.

Einrichtungen zum Vollzuge dieser eigenartigen Begattungsform getroffen sind[81]. Während bei Hirudo und Aulastomum die Begattung in normaler Weise unter Einführung eines ausstülpbaren Begattungsgliedes in die Vagina erfolgt (vergl. S. 185), vollzieht sich die Samenübertragung bei Nephelis und bei den Rüsselegeln unter wechselseitiger Anheftung von Spermatophoren an die äußere Haut des Partners. Die zur Festheftung der Spermatophore gewählte Hautstelle kann zunächst eine ganz beliebige sein, die Tiere umschlingen sich bei der Begegnung (Fig. 279 A), drücken sich die aus der männlichen Geschlechtsöffnung austretende Spermatophore gegenseitig in die Haut, häufig sogar deren mehrere, und lösen sich alsdann wieder, die Spermatophoren in der Haut des Partners zurücklassend (Fig. 279 B). Die Anheftungsstelle der Spermatophore wird aber dann in der Rüsselegelfamilie der Ichthyobdelliden vielfach als besondere Körperregion

fixiert und tritt äußerlich als deutlich abgegrenztes Kopulationsfeld hervor, beispielsweise bei Piscicola als ein pigmentloses, rautenförmiges, in der Mitte längsgefurchtes Schild, das unmittelbar hinter der weiblichen Geschlechtsöffnung gelegen ist (Fig. 280). Die Überleitung der Samenfäden in den Körper des begatteten Wurmes erfolgt in zwei verschiedenen Formen. Stets werden die Spermatophoren nur angeklebt, nicht in die Haut eingestoßen — eine Ausnahme scheint nur Haementeria costata zu machen —, und dann üben die Spermatophoren bei den einen (Glossosiphonia, Herpobdella) als offene Röhrchen einen Druck auf die äußere zarte Zellenschicht des Körpers aus, drängen deren Elemente beiseite, und lassen durch die so entstandene Öffnung die Samenfäden in die Lakunenräume des Körperparenchyms übertreten. Bei anderen (Piscicola) bildet die angeklebte Spermatophore eine voluminöse weißliche Masse, von der aus die Samenfäden durch selbsttätige Eigenbewegung zwischen den Epithelzellen des Kopulationsfeldes hindurch in das Innere des Körpers eindringen. Für die Weiterleitung des eingedrungenen Spermas wird dann hier gleichfalls noch in besonderer Weise gesorgt. Es zieht sich von der Anheftungsstelle der Spermatophoren zu dem Ort der weiblichen Genitalorgane eine Art Leitungsgewebe hin, Züge vakuolisierten mesenchymatösen Gewebes, das von Spermatozoen zur gegebenen Zeit förmlich infiltriert sein kann. Sind die Samenfäden dann schließlich zu den weiblichen Organen hingelangt, so durchsetzen sie die Wände von Ovarien oder Ovidukten und haben nun den Ort erreicht, wo sie die Befruchtung der Eier zu vollziehen vermögen. Ein Teil der Spermatozoen mag, insbesondere bei fehlendem Leitungsgewebe, abirren und sich in den Lakunenräumen des Körpers verlieren, Amöbocyten und phagocytäre Organe übernehmen dann ihre Auflösung und Resorption.

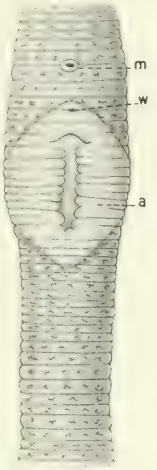


Fig. 280. Genitalregion von Piscicola geometra. (Nach Brumpt[81].) a Kopulationsfeld, m männliche, w weibliche Geschlechtsöffnung.

Es scheint übrigens, daß diese eigenartige Begattungsform so vieler Blutegel durchaus aus der normalen hervorgegangen ist, unter Rückbildung des männlichen Begattungsgliedes. Es besitzt nämlich unter den Rüsselegeln die Hemiclepsis tesselata noch ein solches und verwendet es auch noch zur regelrechten Samenübertragung in die Vagina, und selbst unter den Ichthyobdelliden finden sich solche Ausnahmen ursprünglicherer sexueller Konstitution in Lophobdella und Pseudobranchellion noch vor.

11. Kapitel

Haftorgane, Greif- und Klammerapparate im Dienste geschlechtlicher Betätigung

Hafteinrichtungen am männlichen Kopulationsorgan wirbelloser Tiere, der Säugetiere. Greifzangen am Abdomen männlicher Insekten, die Klammerapparate der Schmetterlinge und der Dipteren. Petiolus der Milbengattung Arrhenurus. Hohe Variabilität der männlichen Abdominalanhänge der Insekten. Ihre Wirksamkeit beruhend auf der Fixierung der beiderseitigen Genitalregionen. Abweichende Fixierungsform bei den Libellen. Klammerorgane, die mehr allgemein dem Zusammenhalt der Körper beider Geschlechter dienen: Saugnäpfe bei den Trematoden (der Fall des Diplozoon), Geschlechtsborsten bei den Ringelwürmern, saugnapftragende Arme bei den Cephalopoden, Extremitäten bei den Crustaceen, Milben und Insekten. Spezifische Umbildungen an den Extremitäten der Gliedertiere, Umwandlung von Mundwerkzeugen und Fühlern zu Klammerorganen. Entsprechende Verwendung von Vorder- und Hinterbeinen bei Amphibien und Reptilien: Femoralorgane der Eidechsen, Brunstschwielen der Anuren. Neubildungen: Haftlappen tropischer Regenwürmer, Stirnfortsätze gewisser Branchipodiden, Stirnanhang der Chimären, Kopulationssaugnäpfe der Milben, Flossensaugnapf der Heteropoden, Kontakt- und Perlorgane der Knochenfische. Äußerste Leistung im Körper männlicher Bilharzien.

Während der Paarung sind beide Geschlechter zu einem physiologisch völlig einheitlich wirkenden Organismus verbunden. Der Zusammenhalt beider wird morphologisch dann, wenn echte Begattungsorgane wirksam sind, durch diese letzteren selbst erfolgen können, insofern das männliche Begattungsglied aufgenommen und umschlossen wird von mehr oder weniger entsprechend geformten weiblichen Empfangsorganen. Es kann der auf diesem Weg herbeigeführte Zusammenschluß ein so fester sein, daß während der aktiven Betätigung der betreffenden Organe eine Lösung beider Geschlechter ohne Zufügung empfindlicher Verletzungen schlechterdings unmöglich ist. Man betrachte nur von diesem Gesichtspunkte aus etwa nochmals die Verhältnisse, wie sie in den vorigen Kapiteln (S. 212 und 216) von einzelnen Käfern geschildert worden sind. Zu der besonderen Form des Begattungsgliedes treten schon hier als weitere spezifisch wirksame Haftapparate hinzu Widerhäkchen, welche durch ihre Reibung an den Wänden der weiblichen Geschlechtswege den Zusammenhalt verstärken. Vollendetere Durchführung dieses Prinzips führt bei Schmetterlingen zu einer förmlichen Stachelbewaffnung des Penis und besonders der Penisscheide (vergl. Fig. 288, S. 300), macht in anderen Fällen das Begattungsglied von Stacheln

und Widerhaken wahrhaft starren. Einzelne herausgegriffene Beispiele mögen die weite Verbreitung dieser Erscheinungen kennzeichnen. Das keulenförmige, mit schärfsten Stacheln und spitzen Dornen besetzte Begattungsglied eines rhabdocoelen Strudelwurms, des Derostoma anophthalmum (Fig. 281 A), oder das von feinen Stacheln förmlich übersäte Organ eines Krebstieres, des Phyllopoden Polyartemiella judayi (Fig. 281 B), oder der lang zylindrische, von Widerhäkchen gleichmäßig auf seiner ganzen Oberfläche besetzte Penis einer Schnecke, des Euplocamus croceus (Fig. 281 C), sie zeigen alle grundsätzlich das gleiche, einen Reibungsmechanismus, der mit seinen rückwärts gerichteten Teilchen ein Herausgleiten des erigierten Gliedes aus dem weiblichen Geschlechtsgang erschwert, wenn nicht unmöglich macht. Verstärkt wird diese Wirkung durch das Auftreten langer Greifhaken, die vor allem an der Spitze des Begattungsgliedes

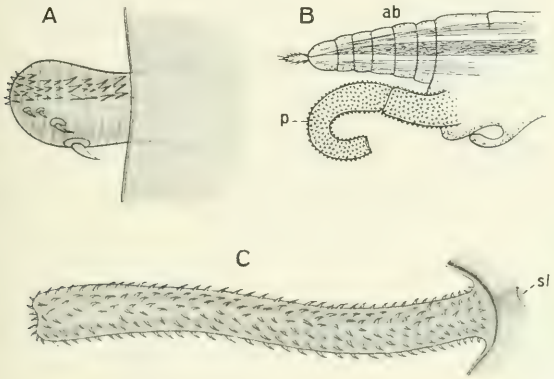


Fig. 281. Reibungsvorrichtungen verschiedener männlicher Begattungsglieder: A von Derostoma anophthalmum (nach Vejdovsky[1]), B von Polyartemiella judayi (nach Daday de Deés[2]), C von Euplocamus croceus (nach Vayssière[3]). ab Abdomen, p Penis, sl Samenleiter.

sich finden und zu einem förmlichen Festklammern desselben innerhalb der weiblichen Geschlechtswege führen müssen. Einen solchen Greifhaken trägt der Penis mancher Meeresschnecken in Form eines hornartigen Nagels (der Gattung Glaucus in Fig. 186, S. 204), ein solcher spreizt sich weit ab von dem vorgestülpten Begattungsglied des Branchipus grubei als gebogene Endklaue (Fig. 282), vertritt hier die sonst bei diesen niederen Krebsen auftretenden kleinen Widerhäkchen (Fig. 281 B)[1].

In eigenartigster Form zeigen sich solche Hakenbildungen wohl am Penis von Säugetieren, insbesondere von Nagetieren. Ein Besatz mit verhornten Stacheln ist an sich keine seltene Erscheinung am Säugetierpenis, seine biologische Bedeutung ist dann aber in erster Linie die eines Reizorganes, worüber das nächste Kapitel ausführlicher handeln wird. Eine mechanische Nebenwirkung als Rei-

bungswiderstand ist auch solchen Bildungen zwar sicherlich nicht abzusprechen, ganz offensichtliche Greifhaken aber haben sich nur bei den Nagetieren herausgebildet, in erster Linie bei den Hystricognathen, den stachelschweinartigen Nagetieren[5]. Hier liegen hornige Greifhaken im Grunde eines tiefen, die Unterseite der Eichel einnehmenden Blindsackes (Fig. 283 A), der bei der Erektion der Eichel sich durch einen besonderen Turgeszenzvorgang nach außen vorstülpt, dann einen vor der Urogenitalmündung gelegenen, winklig zum eigentlichen Penisschaft gestellten zylindrischen Körper darstellt und jetzt auf seiner Spitze die gekrümmten Haken trägt (Fig. 283 B). Die Entfaltung der Tasche erfolgt erst dann, nachdem der erigierte, mit einem stark entwickelten Penisknochen ausgestattete Penisschaft bereits in die Vagina eingeführt ist; es ist leicht verständlich, wie dieser komplizierte Peniskörper eine feste Verankerung mit der Vaginalwand herbeizuführen vermag, zumal zahlreiche rückwärts gerichtete Hornpapillen die Haftung der beiderseitigen Wände noch erhöhen. Das Gesagte gilt in ziemlicher Übereinstimmung für das Stachelschwein (Hystrix cristata) wie für das Meerschweinchen (Cavia cobaya). Bei letzterem (Fig. 335, S. 339) heben sich zu beiden Seiten der Eichel zwei längsgelagerte Sägeplatten aus den gezähnten Schüppchen der Oberfläche durch ihre Größe besonders hervor, sie haben wohl noch die besondere Aufgabe, die erst kurz vor der Brunst sich öffnenden und alsdann noch mehr oder weniger verklebten Ränder der Vaginalspalte (vergl. S. 274) bei der Einführung des Gliedes zu erweitern, was nicht ohne laute Schmerzäußerungen des Weibchens vor sich geht. Wohl den höchsten Ausbildungsgrad erreicht eine derartige Penisausstattung bei Coelogenys paca, wo die Oberfläche der Eichel in des Wortes wahrstem Sinne von Stacheln starrt

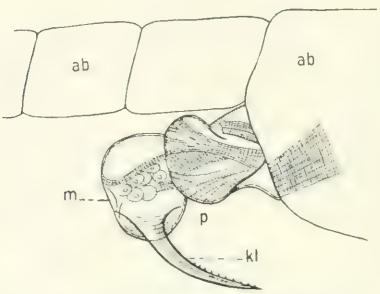


Fig. 282. Genitalregion eines Männchens von Branchipus grubei, in seitlicher Ansicht. (Nach Nitsche[4].) ab Abdominalsegmente, kl Endklaue, m Mündung des Samenleiters, p Penis.

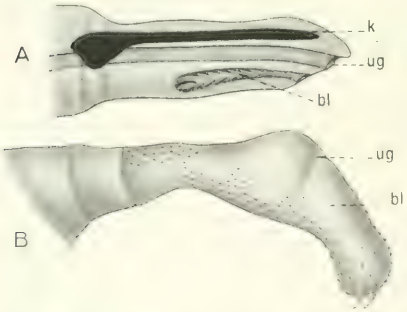


Fig. 283. Das männliche Begattungsglied des Stachelschweins. A schematischer Längsschnitt durch die Eichel, B Seitenansicht des völlig erigierten Gliedes. (Nach de Vrolik[5].) bl ausstülpbarer Blindsack, k Penisknochen, ug Urogenitalöffnung.

(Fig. 284). Die Endhaken sind von besonderer Stärke, solche erreichen eine geradezu kolossale Größe bei dem Vertreter einer anderen Nagetierfamilie, bei Dipus aegypticus. In allen diesen Fällen kann über ihre Bedeutung kein Zweifel bestehen.

Zur Festigung der Vereinigung beitragen können dann weiter Vorrichtungen, welche in ihrer Wirksamkeit den früher betrachteten Mixipodien der Haie und Nematoden nahe kommen, die aber jetzt in unmittelbarster Verbindung mit einem echten Begattungsglied stehen. Solche zeigt die Familie der Limnophiliden aus der Ordnung der Köcherfliegen[6]. Da trägt der dünnwandige, aus einer Penistasche durch Blutdruck vorstülpbare Stammteil des Penis drei kräftige chitinisierte Endstücke, von denen das mittlere allein von dem Samenausführgang

Fig. 284. Vorderer Penisabschnitt von Coelogenys paca. (Nach Owen[5].)

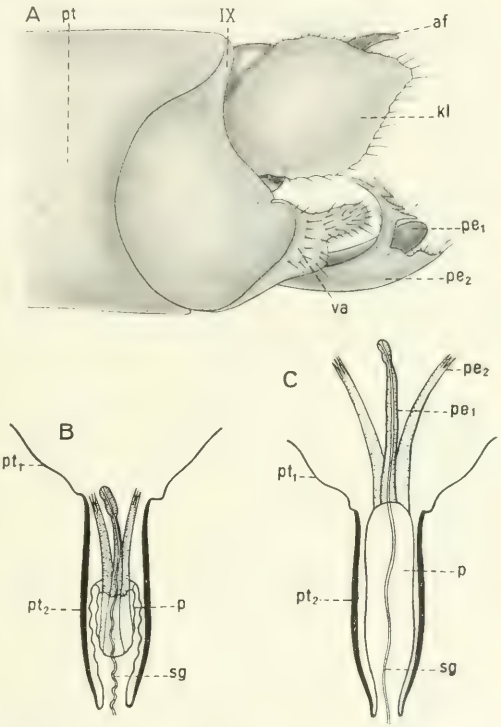


Fig. 285. Kopulationsapparat eines Trichopteren (Anabolia laevis): A Gesamtansicht von der Seite, B und C schematische Darstellung des Ausstülpungsmechanismus des Begattungsgliedes. (Nach Zander[6].) af dorsaler Fortsatz des Aftersegmentes, kl Analklappen, p Stammteil des Penis, pe_1 dessen mittleres Endstück, pe_2 die Seitenstücke des Penis, pt Penistasche in ihren einzelnen Abschnitten, sg Samenleiter, va Valven.

durchzogen ist und zumeist einen ganz einfachen Stab darstellt, die flankierenden Seitenstücke dagegen am Ende verbreitert, gespalten, mit Zacken und Borsten reich besetzt oder mit sonstigen Anhängen versehen sind (Fig. 285). Dieser ge-

samte Endapparat wird bei der Paarung in die weite Vagina des Weibchens eingeschoben, die Samenübertragung besorgt allein das Mittelstück, die Seitenanhänge spreizen sich auseinander und greifen mit ihren Fortsätzen und Zacken in die seitliche Vaginalwand ein, ganz unzweifelhaft auf diese Weise die Festigkeit der Vereinigung sehr bedeutend erhöhend.

Eine ganz unvergleichlich viel größere Bedeutung als Haftapparate erreichen aber dann bei den Insekten Einrichtungen, die nicht mehr im Zusammenhange mit dem eigentlichen Begattungsglied stehen, sondern Anhänge der letzten Körpersegmente darstellen und als solche das Begattungsorgan peripher umstellen. Wir gehen aus von einfachsten Verhältnissen, wie sie etwa die Eintagsfliegen zeigen[7]. Die Paarung findet in der Luft statt. Das Männchen fängt ein Weibchen mit seinen verlängerten Vorderbeinen ein, es von der Unterseite her umfassend, krümmt dann seinen Hinterleib nach oben und schlägt nun zwei gegliederte sichelförmige Zangen, welche der Ventralseite seines neunten Abdominalsegmentes ansitzen (Fig. 286 B), in das siebente Abdominalsegment des Weibchens ein. An dieser Körperstelle wird so eine feste Verankerung beider Körper herbeigeführt, sie sichert die ungestörte Einführung der männlichen Begattungsglieder in die an eben dieser Stelle zwischen siebentem und achtem Abdominalsegment gelegenen weiblichen Geschlechtsöffnungen. In dieser Haltung, in der also beide Geschlechter, das Männchen zu unterst, das Weibchen oben, mit ihren Ventralseiten einander zugekehrt sind (Fig. 286 A), sinken die Tiere langsam aus der Luft nieder, um zumeist noch ehe sie den Boden berühren, die Paarung zu beenden und sich wieder zu trennen. Der hier in Tätigkeit tretende Halteapparat steht also mit dem eigentlichen samenübertragenden Organ in gar keinem morphologischen Zusammenhang mehr, trotzdem dient er noch unmittelbar dem festen Zusammenschluß der Genitalöffnungen.

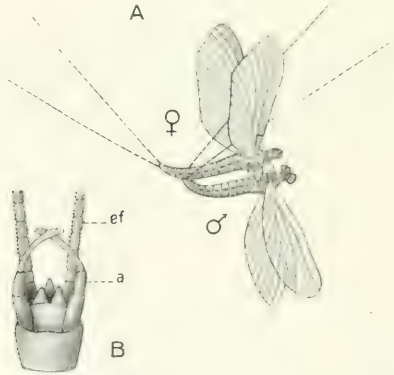


Fig. 286. A Pärchen von Chloëon dipterum im Paarungsfluge (etwas ergänzt nach Bernhard[7]); B Hinterende einer männlichen Baetis rhodani, von unten gesehen (nach Pictet[7]). a Greifzangen, ef Endfäden.

Solche Haltezangen einfacher Form finden sich dann weiter bei den Locustiden, wo sie umgewandelte Afterfäden darstellen, die in besondere Gruben der weiblichen Subgenitalplatte eingreifen[8] und so den beiden Körpern bei den turnerischen Leistungen, die mit dem Vollzuge der Paarung verbunden sind (vergl. S. 179 ff.), einen festen Zusammenhalt der Genitalregionen geben. Komplizierter werden sie schon bei den Plecopteren[9], deren eigenartiger Begattungs-

modus, den wir schon bei einer früheren Gelegenheit kennen lernten (vergl. S. 183), das Auftreten eines besonderen Halteapparates leicht verständlich macht (Fig. 287). Sehr weit verbreitet ist ihre Gegenwart bei den Hymenopteren[10], wo sie als Valven bezeichnet werden und wo zumeist eine nach außen gelegene stärkere Valva externa an ihrer Basis eine abgegliederte kleine Valva interna trägt (Fig. 204, S. 219).

Es kann der gesamte Greifapparat durch das Hinzutreten neuer Stücke sehr beträchtlich an Wirksamkeit gewinnen. So bei den Trichopteren oder Köcherfliegen[6], wo wir zunächst wiederum wohl entwickelte, dem neunten Abdominalsegment angehörende borstenbesetzte Valven antreffen (Fig. 201, 285), wo aber dann auch das letzte Segment, das Analsegment, noch besondere Klammerapparate entwickelt, die ihren höchsten Ausbildungsgrad bei den Limnophiliden erreichen. Da stellen die Analklappen, wie man sie zu nennen pflegt, ein Paar mächtiger, flach muldenförmiger Platten dar, die am Rande mit Borsten oder Chitinzähnchen besetzt sind (Fig. 285). Sie umfassen bei der Paarung die Seitenteile der weiblichen Hinterleibsspitze, während die in lange Fortsätze ausgezogene Rückenschuppe des Analsegmentes sich von unten her gegen den weiblichen Körper preßt. Schon jetzt wird die Bindung der Körper beider Geschlechter so fest, daß eine gewaltsame Lösung ohne Zerreißen der Hinterleiber unmöglich ist. Dazu tritt aber noch der soeben erst geschilderte Sperrapparat des männlichen Begattungsgliedes in Tätigkeit, wahrlich eine zuverlässige Sicherung des Zusammenhaltes. Bemerkt sei noch, daß in der Regel Valven und Analklappen einen alternierenden Ausbildungsgrad zeigen, starken Valven stehen schwache Analklappen gegenüber (Fig. 201) und umgekehrt.

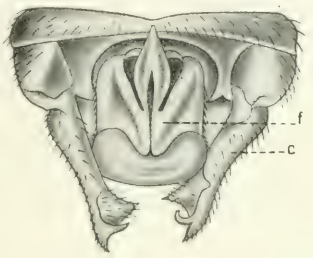


Fig. 287. Hinterleibsende einer männlichen Nemura variegata. (Nach Klapálek[9].) c zu Haltezangen umgewandelte Afterfäden, f als Mixipodium dienender Dorsalfortsatz.

Unmittelbar mit den Trichopteren lassen sich dann die Lepidopteren vergleichen[11], nur daß hier die Differenzierungsstufe des männlichen Greifapparates einen noch höheren Grad erreicht. Die beiden letzten Abdominalsegmente sind auch hier die Träger der einzelnen Teilstücke. Zu beiden Seiten des mit Dornen und Stacheln ausgerüsteten Begattungsgliedes begegnen wir zunächst wiederum den Genitalklappen oder Valven, Anhängen des neunten Abdominalsegmentes. Nirgends sonst läßt sich ihnen in Mannigfaltigkeit und Vielgestaltigkeit der Form auch nur entfernt ähnliches zur Seite stellen. Das können zunächst noch relativ einfache Klappen sein, mit Borsten und Zähnchen besetzt (Fig. 288 A), das werden aber dann mehrfach gelappte (Fig. 288 B), oder mit Fortsätzen, Zacken und Zähnchen besetzte überaus voluminöse Gebilde, von deren extremen Entwicklung am besten wohl der bei einer früheren Gelegenheit bereits einmal herangezogene Kopulationsapparat von Nisoniades tages eine Vorstellung erwecken kann

(Fig. 202, S. 217). Von solchen Fortsätzen treten an der Innenseite der Valven in einer konstanten Form auf die sog. Harpen, bei Sphingiden, Nymphaliden, Papilioniden und anderen, nicht als selbständige Gebilde, sondern eben nur als

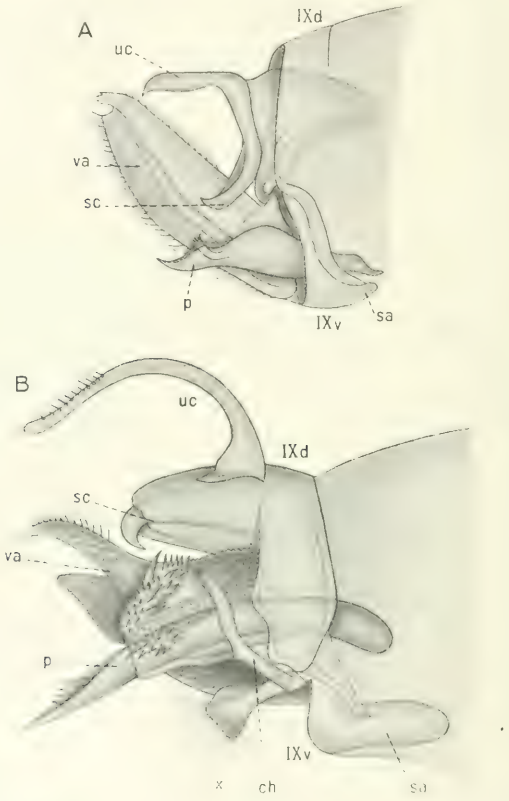


Fig. 288. Männlicher Kopulationsapparat der Schmetterlinge, in Seitenansicht: A von Neptis lucilla, B von Cidaria ferrugata. Die rechte Valve ist entfernt. (Nach Poljanec[11].) ch Chitinspange zur Führung des Penisrohres, p Penisrohr, sa Saccus, eine chitinisierte, als Ansatzstelle von Penismuskulatur dienende Aussackung des neunten Segmentes, sc Scaphium, uc Uncus, va Valven, x Fortsatz von unbekannter Bedeutung, IXd, v Dorsal- und Ventralplatte des neunten Abdominalsegmentes.

Abgliederungen der Genitalklappen (Fig. 289). Eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit dieser Genitalklappen ist weiterhin ihre häufig überaus stark ausgeprägte Asymmetrie. Zunächst kann die Valve der einen Seite bedeutend kleiner sein

als die der gegenüberliegenden Seite; es fehlen aber dann der einen Seite häufig die gesamten sekundären Fortsatzbildungen. In dem bereits zitierten Beispiel von Nisoniades tages (Fig. 202) sind beispielsweise die eigenartigen Fortsätze des oberen Randes nur auf der linken Valve anzutreffen, der rechten, übrigens auch an Größe zurückstehenden fehlen sie ganz. Besonders eindringlich tritt diese Asymmetrie vor Augen in dem Ausbildungsgrad der Harpen, zumeist ist eine solche nur auf der einen Seite voll entwickelt (Fig. 289). Man hat vermutet, daß diese Asymmetrie vielleicht damit zusammenhängt, daß das Männchen beim Eingehen der Paarung sich hier bei den Schmetterlingen ja zumeist nicht direkt von oben her dem Weibchen nähert, sondern von der Seite, und daß ein Umgreifen des weiblichen Körpers dann erleichtert wird, wenn die eine Genitalklappe kleiner und einfacher gestaltet ist, zumal wenn ihr dazu noch, wie es vielfach der Fall ist, eine besondere Beweglichkeit zukommt. Es sei hier die Bemerkung beigefügt, daß solche Asymmetrien des Greifapparates auch anderwärts festgestellt sind, so bei den, wohl den Orthopteren zuzuzählenden Embiiden[12]. Auch da ist der ganze, morphologisch entsprechend aufgebaute Greifapparat der Männchen asymmetrisch gestaltet, das Ergreifen des Weibchens erfolgt auch hier von oben und der einen Seite her.

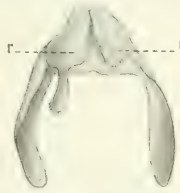


Fig. 289. Valven eines männlichen Sphingiden (Hemaris tityus), von unten gesehen. (Nach Chapman[11].) l, r linke und rechte Harpa.

Bei den Schmetterlingen treten zur ferneren Vervollständigung des gesamten Greifapparates aber nun noch Umbildungen des zehnten Abdominalsegmentes hinzu, hakenförmige Fortsatzbildungen, die von oben und unten her gegeneinander gekehrt sind und so nicht selten die Form eines offenen Vogelschnabels annehmen können (Fig. 288 A). Der dorsale Fortsatz ist gewöhnlich unpaar, er heißt Uncus, der ventrale ist bald paarig, bald unpaar, kann wohl auch fehlen, er stellt das Scaphium dar. Beide im übrigen von denkbar größter Formenmannigfaltigkeit, wie ein Blick auf die zitierten Abbildungen lehrt.

Es ist mithin bei den Schmetterlingen in der Umgebung des eigentlichen Begattungsgliedes ein außerordentlich komplizierter Greifapparat geschaffen, um so erstaunlicher ist die oft hervorgehobene Erscheinung, daß am Hinterende des weiblichen Körpers entsprechende Aufnahmevorrichtungen fehlen. Oder wohl besser zu fehlen scheinen. Nicht die Endsegmente des weiblichen Hinterleibes sollen nämlich vielfach von den Valven ergriffen werden, sondern vorgestülpte Teile der weiblichen Geschlechtswege, an deren chitinösen Falten und Vorsprüngen dann die verschiedenartigen Fortsatzbildungen des männlichen Greifapparates Halt und Ansatz gewinnen[13].

Aber selbst diese so überaus komplizierten Klammerapparate der Schmetterlinge erfahren noch eine Überbietung. Das geschieht durch die Dipteren[14]. Das Hinterleibsende der männlichen Fliegen ist in eigenartiger Weise nach unten hin eingekrümmt, es bildet mit seinem Endsegment das, was man als Hypopygium bezeichnet (Fig. 290 A). Dies Hypopygium umschließt von hinten her

eine tiefe Aushöhlung des Körpers und in dieser liegt geborgen der gesamte Kopulationsapparat, für dessen nähere Betrachtung wir etwa die Verhältnisse unserer Stubenfliege zugrunde legen wollen (Fig. 290 B). Mittelpunkt ist zunächst das eigentliche Begattungsglied, bestehend aus einem häutigen, mit Chitinplättchen besetzten Penis, der aus einer röhrenförmigen Scheide hervorragt und durch besondere Chitinspangen seine Stütze erhält. In unmittelbarer Nähe des Penis erhebt sich hinter ihm ein stark chitinisierter unpaarer Zapfen (a), liegen vor ihm zwei Systeme paariger Klappen (b, c); in weiterer Entfernung wird die gesamte Höhlung nach vorn begrenzt durch ein Paar chitinöser, mit hakigen Borsten besetzter Fortsätze (d), nach hinten durch zwei neue Systeme paariger Klappen (e, f). Diese so verschiedenartig gestalteten Anhänge mögen wohl zum Teil zum Schutze des eigentlichen Kopulationsorganes dienen, zum Teil die Aufgaben eines Tastorgans übernommen haben, in erster Linie sind sie aber zweifellos Klammerorgane, welche den Endabschnitt des weiblichen Abdomens, nachdem er in die vom Hypopygium überdeckte Aushöhlung eingeführt und daselbst fixiert ist (vergl. S. 281), nun auch ihrerseits fest mit dem männlichen Körper verankern. Über die Funktion im einzelnen läßt sich so viel sagen, daß der hinter dem Penis gelegene Zapfen (a) in eine Falte des eingeführten weiblichen Abdomens eingreift, daß die vor dem Penis gelegenen Klappenpaare (b, c) vor und hinter der weiblichen Geschlechtsöffnung eingesetzt werden, daß endlich die mehr peripher gelegenen Fortsätze und Klappen am Körper des Weibchens selbst Halt gewinnen. Wenig geklärt scheint noch die vergleichend morphologische Deutung der einzelnen Teile zu sein, ich verzichte daher auf die Wiedergabe der verschiedenen Benennungen, welche sie in der Literatur erfahren haben. Hier möge nur im Anschluß an die Dipteren noch erwähnt werden, daß die ihnen ver-

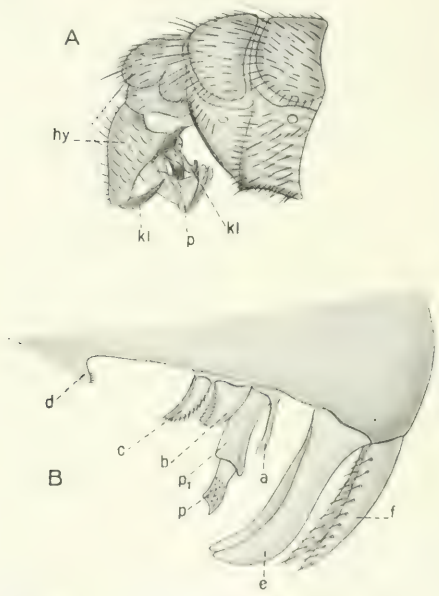


Fig. 290. A Hinterleibsspitze eines Glossina-Männchens, von der Seite gesehen (nach STUHLMANN[14]); B Hinterleibsspitze einer männlichen Musca domestica, mit schematischer Darstellung des gesamten Kopulationsapparates (nach WESCHÉ[15]). a—f die verschiedenen Anhänge und Fortsätze am Kopulationsapparat, hy Hypopygium, kl Klammerapparat, p Penis, p_1 dessen Scheide.

wandtschaftlich nahestehenden Flöhe[15] gleichfalls einen recht komplizierten Klammerapparat entwickelt zeigen, von dessen Betätigung wir bereits bei einer früheren Gelegenheit (S. 225) gesprochen haben. Und wenn noch ein sehr komplizierter und voluminöser männlicher Greifapparat der Insekten genannt werden soll, so sei es derjenige der Panorpiden[16]. Derselbe ist wohl morphologisch sehr genau beschrieben, scheint mir aber in der Funktion seiner einzelnen Teile noch so wenig geklärt zu sein, daß dieser Hinweis genüge.

Im Bereiche des Stammes der Gliedertiere ist dann endlich noch eines höchst eigenartigen Klammerorganes zu gedenken, das bei den Männchen verschiedener Arten der Hydrachnidengattung Arrhenurus sich findet[17]. Es ist dies der sog. Petiolus. Während der weibliche Körper dieser Wassermilben den normalen ovalen Umriß aufweist (Fig. 291 B), ist der männliche Körper entweder sehr bedeutend in die Länge gestreckt oder mit einem walzenförmigen Anhang versehen (Fig. 291 A). Und dieser letztere ist nun der Träger eines stabförmigen Chitinfortsatzes, eben des Petiolus, der zumeist mit spitzigen Höckern und Widerhaken ausgestattet ist und der dazu dient, bei der Paarung neben dem Begattungsglied in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt zu werden, wo er sich an deren mit einem starken chitinösen Wulst versehenen Rändern festhakt und so sehr wesentlich zur festen Verbindung des während der Kopula im Wasser umherschwimmenden Pärchens beiträgt. In seiner Wirksamkeit kommt der Petiolus also dem Titillator der Heuschreckenmännchen recht nahe. Es wird übrigens schließlich die Haftwirkung des Petiolus noch unterstützt durch ein Sekret, welches von besonderen Hautdrüsen abgeschieden wird und die Körper beider Tiere fest zusammenkittet.

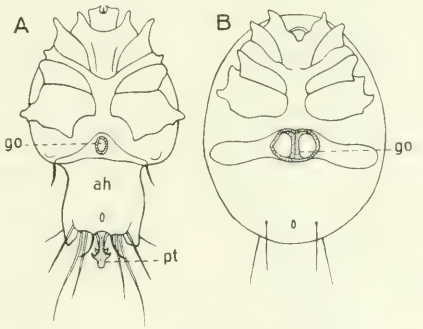


Fig. 291. Körperumrisse des Männchens (A) und des Weibchens (B) von Arrhenurus rudiferus. (Nach Koenike[17].) ah hinterer männlicher Körperanhang, go Geschlechtsöffnung, pt Petiolus.

Von den der unmittelbarsten Genitalsphäre angehörenden Klammerapparaten der Insekten muß noch auf eine Eigentümlichkeit allgemeiner Natur hingewiesen werden, welche diese Bildungen mit den spezifischen Organen der Samenübertragung selbst gemein haben. Das ist nämlich ihre überaus große Variabilität innerhalb nahe verwandter Formenkreise. Es gilt das für die eben erst besprochenen Dipteren[18], für die Valven der Hymenopteren[19], vor allem aber für den Klammerapparat der Lepidopteren. Ein Beispiel drastischster Art möge das dartun. Es sei das Mikrolepidopterengenus Butalis[20], das uns schon durch die überaus große Variabilität der Penisformen seiner einzelnen Arten auf-

gefallen war (vergl. S. 268). Nun, der Klammerapparat steht darin nicht nach (Fig. 292). Da stellt das Scaphium wohl im allgemeinen ein gebogenes hakenförmiges Stück dar, doch ein solches von sehr variabler Form und Größe; da ist der Uncus bald deutlich ausgeprägt (A, B), bald auf ein einfaches Schüppchen beschränkt (C, D); da sind die Valven bald breit und plattenförmig (A), bald lang ausgezogen und mit ihren medialen Rändern zur Bildung einer Rinne verwachsen (B), bald sind sie ganz rudimentär und nur noch als feiner behaarter Saum erkenn-

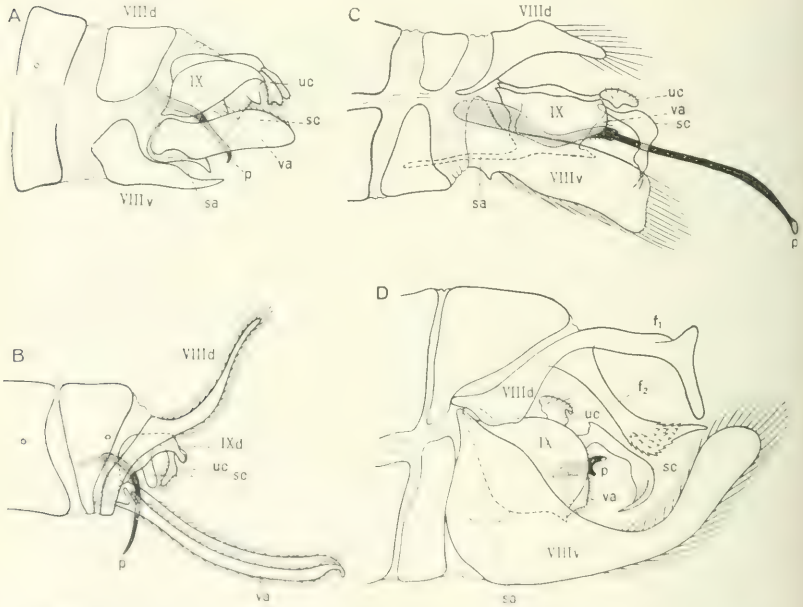


Fig. 292. Die Hinterleibsenden der Männchen verschiedener Butalis-Arten: A von cuspidella, B noricella, C restigerella, D fallacella. (Kombiniert nach ZANDER[20].) f Fortsätze des achten Abdominalsegmentes, p Penis, sa Saccus, sc Scaphium, uc Uncus, va Valven, VIII, IX Abdominalsegmente, d und v deren entsprechende Dorsal- und Ventralplatten.

bar (C, D); da sind am achten Abdominalsegment Dorsal- und Ventralplatten kaum verändert (A), sind dann aber die Dorsalplatten in einen (B) oder gar in zwei (D) lange Fortsätze ausgezogen und sind endlich dazu auch noch die Ventralplatten zu mächtigen valvenartigen Klappen entwickelt (C, D). Eine ähnliche Vielgestaltigkeit des Kopulationsapparates ist des weiteren unter den Schmetterlingen erwiesen für die Tortriciden[21], die Pterophorinen[22], die Sphingiden[23], die Papilioniden[13]. Auch die Genitalanhänge können sich dann zuweilen als die einzigen Mittel erweisen, die einzelnen Arten voneinander zu trennen, es

gilt das zum Beispiel für die Pterophorinen. Und es kann sich ferner auch hier, ganz wie bei den eigentlichen Begattungsorganen, eine genaue Beziehung zwischen männlichen Greiforganen und weiblichen Aufnahmeteilen herausbilden. Bei den Papilioniden[13] beispielsweise passen nur bei der gleichen Spezies männliche Greifapparate und vorgestülpte Teile des weiblichen Begattungsganges ineinander, schon bei nahe verwandten Formen ist ein wirksames Zusammenfügen und damit der Vollzug einer fruchtbaren Kopula unmöglich. Ganz ähnliches gilt für Hymenopteren[21], wo es bei Hummeln und Wespen den Männchen trotz hartnäckig fortgesetzter Versuche niemals gelingt, mit artfremden Weibchen eine Bindung der beiderseitigen Genitalsphären herbeizuführen. Und damit werden auch diese Bildungen unter Verhütung der Kreuzung zu gewichtigen Faktoren für die Reinerhaltung der Art.

Grundsätzlich anderer Organisationsplan muß auch diese Greiforgane gänzlich andersartig werden lassen. Es gehören in diesen Zusammenhang beispielsweise die oben (S. 176ff.) bereits ausführlich besprochenen Bursalbildungen der Nematoden, wir treffen ähnliches bei den verwandten Acanthocephalen[25]. Hier liegt das männliche Begattungsorgan in einer tiefen Tasche am Hinterende des Körpers. Durch die Betätigung einer mächtigen Muskulatur kann diese Tasche vorgestülpt werden, sie erscheint dann als ein becherförmiges, glockenartiges oder zylindrisches Hohlorgan (Fig. 293), umfaßt als solches das Hinterende des weiblichen Körpers, haftet sich an ihm fest, zuweilen unter Mitwirkung besonderer Haftpapillen, und fixiert so in gegenüberstehender Lage die beiderseitigen Geschlechtsöffnungen.

Fig. 293. Hinterende des männlichen Körpers von Echinorhynchus globulosus, mit ausgestülpter Haftasche. (Nach Porta[25].)

Die Wirksamkeit aller bisher besprochenen Greifapparate war aufs genaueste beschränkt auf eine Fixierung der beiderseitigen Genitalregionen. Alle gehörten damit unmittelbar zu dem Bereiche des eigentlichen Kopulationsapparates, ihre Betätigung vollzog sich in unmittelbarstem Zusammenhang mit dem Begattungsorgan selbst. Es gibt nur eine einzige Ausnahme, und diese Ausnahme bilden die Libellen[26]. Wohl ist auch hier die Mündung der männlichen Geschlechtsöffnung von einem komplizierten Greifapparat umstellt, dessen einzelne Teile im Zusammenwirken sich zangenartig betätigen. Aber in Wechselbeziehung zu der eigenartigen Form der Samenübertragung, wie wir sie in einem früheren Kapitel (S. 146ff.) ausführlich kennen lernten, wird dieser Klammerapparat nicht in der Umgebung der weiblichen Geschlechtsöffnung angesetzt, dient also in keiner Weise zur Fixierung der beiderseitigen Genitalregionen. Seine Ansatzstelle am weiblichen Körper ist vielmehr eine ganz andere, sie liegt am Kopf und Thorax. Bei der einen Hauptgruppe der Libellen, bei den Anisopteren (Aesch-

niden, Libelluliden), wird von den beiden Ästen der Zange im wesentlichen der Kopf umschlossen (Fig. 294), bei den Zygopteren dagegen, also bei Agrioniden und Calopterygiden, setzt der Zangenapparat am Prothorax des Weibchens an. Überall finden sich am weiblichen Körper entsprechende Vorrichtungen zur Aufnahme des männlichen Greifapparates, Vorrichtungen, die in genauester Korrelation zu den spezifisch spezialisierten männlichen Teilen stehen, so daß die Verbindung zuweilen eine ganz außerordentlich feste wird, zumal wenn kittartige Sekretmassen den Zusammenhalt der Berührungsstellen noch verstärken. Spuren der Wirkung des männlichen Greifapparates können zeitlebens am weiblichen Körper in Form von Eindrücken oder Flecken zurückbleiben als Marken der vorausgegangenen Paarung (Kopulationsmarken). Über die charakteristischen Körperstellungen, welche beide Geschlechter vor und während der Paarung infolge dieser eigenartigen Verbindung ihrer Körper einnehmen, ist früher bereits alles Wesentliche gesagt worden.

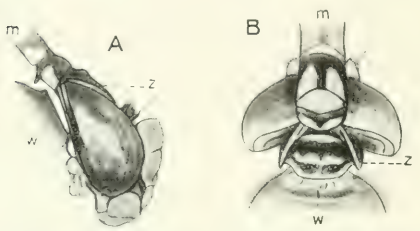


Fig. 294. Greifwirkung des männlichen Zangenapparates am Kopf des Weibchens von Aeschna: A in Seitenansicht von Ae. clepsydra, B in Oberansicht von Ae. constricta. (Nach WALKER[26].) m männlicher Hinterleib, w weiblicher Thorax, z Zangenapparat des Männchens.

Von dieser einen Ausnahme abgesehen, handelte es sich also bei der Betätigung der bisher betrachteten Greiforgane, um es nochmals zu sagen, stets um ein festes Aneinanderschließen der beiderseitigen Genitalöffnungen. Dieser letzteren Fixierung geht voraus die Annäherung der Geschlechter, eine Phase, in der sich das Männchen stets als das drängende begehrende Element erweist, das Weibchen bald als willig und gefügig, bald als spröde und widerstrebend. Das Männchen muß suchen, den Körper des Weibchens in seine Gewalt zu bekommen, nichts sichert ihm diese Gewalt mehr als wiederum die Anwendung von Greif- und Klammerorganen. Aber diese sowohl wie auch die ergriffenen Körperteile des Weibchens, sie gehören nun durchaus nicht mehr der eigentlichen Genitalregion an, sondern irgendwelchen sonstigen Körperbezirken.

Fig. 295. Zwei Individuen von Polystomum integerrimum in Wechselbegattung. (Nach ZELLER[28].)

Zweckentsprechend verwendbare Körperteile können ganz unmittelbar in den Dienst der neuen Aufgabe eintreten. Bei Trematoden sind es die Saug-

näpfe, und da die Tiere Zwitter sind, so ist die Verwendung eine wechselseitige. Distomeen saugen sich mit ihren Saugnäpfen fest aneinander[27], begattungssüchtige Individuen von Polystomum integerrimum[28] heften sich mit ihren hinteren Haftscheiben an der Wand ihres gewöhnlichen Aufenthaltsortes, der Harnblase des Frosches fest, umschlingen sich mit ihren Vorderenden und fixieren sich durch gegenseitiges Ansaugen ihrer Mundsaugnäpfe auf der Rückenfläche des Partners (Fig. 295). Die Haftwirkung der Saugnäpfe kann unterstützt werden durch Sekrete. Bei Synaptobothrium, einem Distomeen[29], münden in die Höhlung der Bauchsaugnäpfe Drüsenstränge ein, deren Sekret nach erfolgtem Ansaugen der Saugnäpfe sich in den von ihnen gemeinsam umschlossenen Raum ergießt, hier alsbald erstarrt und gewissermaßen in Form einer hantelförmigen Klammer beide Körper zusammenhält (Fig. 296), die nunmehr auf normalem Wege die Kopula vollziehen. Am allerwirksamsten sind solche Einrichtungen bei dem an den Kiemen der Ellritze lebenden Diplozoon paradoxum[30]. Auch da heften beide Tiere ihre Bauchsaugnäpfe auf der Rückenfläche des Partners wechselseitig fest, aber gleichzeitig bilden ihre Körper an eben dieser Stelle zapfenförmige Vorsprünge aus, die von den Saugnäpfen ergriffen und umschlossen werden (Fig. 297). Es erfolgt diese Vereinigung schon zu einer Zeit, wo die Tiere noch durchaus geschlechtsunreif sind, späterhin werden die Saugnäpfe mehr und mehr zurückgebildet und es findet an der Haftstelle eine wirkliche Verwachsung der beiden Körper statt, es entsteht ein förmliches Doppeltier aus zwei kreuzweise gelegten Körpern. Und wenn dann die zwittrigen Geschlechtsorgane zur vollen Reife gediehen sind, so findet an eben dieser Verwachsungsstelle wechselweise eine innere Vereinigung des männlichen Samenganges des einen Tieres mit dem weiblichen Begattungsgang (Laurerschen Kanal) des anderen Tieres statt, ohne daß beide Gänge irgendwie mit der Außenwelt in Beziehung träten. Die Samenübertragung erfolgt also dann unter Vermittelung dieser inneren Leitungswege, das Doppeltier befindet sich in dem Dauerzustand der Wechselbegattung.

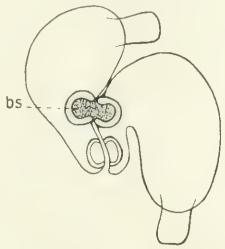


Fig. 296. Zwei Individuen von Synaptobothrium copulans in Paarungsstellung. (Nach v. Linstow[29].) bs Sekretmasse im Inneren der Bauchsaugnäpfe.

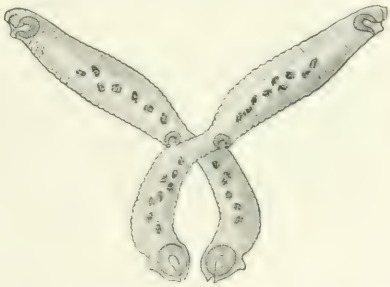


Fig. 297. Zwei wechselseitig verbundene Individuen von Diplozoon paradoxum, im Anfangsstadium der Bildung des Doppeltieres. (Nach Zeller, 1872[30].)

Bei Ringelwürmern sind es modifizierte Borsten der Parapodien, die zu Haftapparaten werden können. So beispielsweise bei den Capitelliden[31], wo bei Capitella selbst solche Borsten am achten und neunten Körpersegment der Männchen zu förmlichen Genitalhaken werden, als solche durch eine mächtig entwickelte Muskulatur eine hohe Beweglichkeit erhalten, in ihrer Klammerwirkung ferner durch Sekrete einer besonderen Kittdrüse noch unterstützt werden.

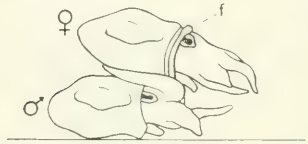


Fig. 298. Parchen von Sepiola atlantica in Paarungsstellung. (Nach Levy[31].) f männlicher Fangarm.

Eigenartigerweise trägt bei einer verwandten Gattung, bei Capitomastus, das Weibchen diese Greifhaken in stärkster Ausbildung, während sie beim Männchen mehr zurücktreten. Wir kennen solche Greifhaken gekrümmter Form von Micronereis, wo sie an den ventralen Ästen des dritten Parapodienpaares der Männchen sitzen und denselben dazu dienen, sich am Körper der Weibchen zu fixieren, während diese die Eiablage vollziehen[32]. Es treten bei zahlreichen Oligochaeten sog. Geschlechtsborsten auf, einfachste Haftorgane während der Begattung[33].

Bei den Cephalopoden übernehmen die Rolle von Halteapparaten die saugnapftragenden Arme[34]. Dieselben sind beim Männchen häufig durch besondere Größe der Saugnäpfe ausgezeichnet, oder aber es finden sich an Stelle der Saugnäpfe scheibchenartige Querfalten und Cirren wie bei Eledone-Arten.

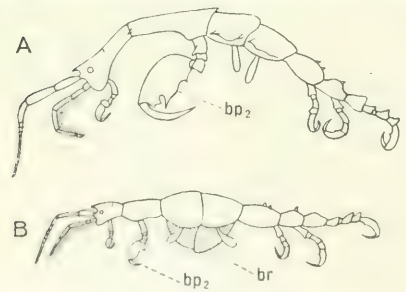


Fig. 299. Caprella dentata als Männchen (A) und Weibchen (B). (Nach Mayer[37].) bp_2 zweites Brustbein, br Brutlamellen.

Ihr Gebrauch ist des genaueren beobachtet worden bei Sepiola. Die Geschlechter von Sepiola atlantica nehmen bei der Paarung eine Stellung derart ein, daß das Weibchen mit seiner Bauchseite auf der Rückenfläche des unter ihm liegenden Männchens ruht (Fig. 298). Und nun umgreifen zunächst die langen Fangarme des Männchens, welche die des Weibchens an Länge um etwa das Doppelte übertreffen, von unten her den weiblichen Körper unmittelbar vor dem Mantelrand und saugen sich an dessen Nacken fest. Es schmiegt sich ferner das mit vergrößerten Saugnäpfen ausgerüstete zweite Armpaar des Männchens der weiblichen Bauchseite seiner ganzen Länge nach an, es ist endlich das erste Armpaar unter den Mantel des Weibchens eingeschoben, um mit Hilfe des hektokotylisierten linken Armes die Samenübertragung zu vollziehen.

Für die Gliedertiere sind es die Extremitäten, welche vom Männchen zum Festhalten der Weibchen verwendet werden. Dazu bedarf es zunächst gar keiner

besonderen Vorrichtungen, da werden aber dann derartige schon vorgebildete Greiforgane leicht verstärkt, wie es beispielsweise für zahlreiche Krebstiere festzustellen ist. Bei Apus-Arten können die vorderen Fußpaare der Männchen stärker scherenartig entwickelt sein als bei den Weibchen[35], ähnliches gilt für die zweite Extremität des männlichen Limulus[36], mit seiner Hilfe klammert hier

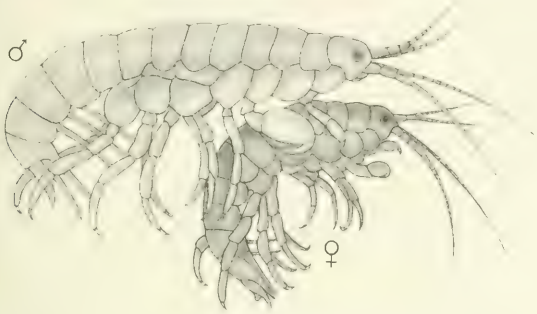


Fig. 300. Pärchen von Hyale pontica vor der eigentlichen Kopula. (Nach DELLA VALLE[37].)

sich das Männchen am Weibchen fest und läßt sich zum Ort der Eiablage hinschleppen. Bei vielen Amphipoden[37] ist in beiden Geschlechtern das zweite Brustbein zu einer Greifhand umgewandelt, die zum Erfassen der Nahrung dient, sie ist im besonderen bei den Männchen unvergleichlich viel stärker ausgebildet (Fig. 299) in Rücksicht auf ihre spezifisch geschlechtliche Betätigung.

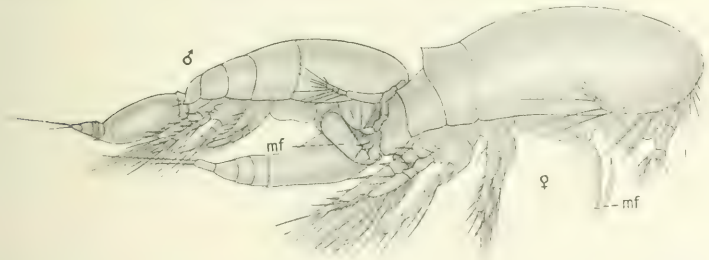


Fig. 301. Pärchen von Oncaea conifera in Paarungsstellung. (Nach GIESBRECHT[38].)
mf Maxillarfuß.

Das Ergreifen erfolgt vom Rücken her, es schlagen dabei die Endklauen in die Nähte zwischen den Segmentplatten des weiblichen Körpers ein, woran sich dann häufig auch das erste Brustbein beteiligt (Fig. 300). Bei bestimmten Familien der Copepoden, bei den sog. Isokerandria[38], ist der Maxillarfuß zu dem Greiforgan geworden, mit dem das Männchen sein Weibchen gleichfalls vom Rücken

her umfaßt (Fig. 301), er ist dazu mit stärkerer Muskulatur ausgerüstet, mit kräftigerem Endhaken versehen, mit besonderen kammartigen Haftzähnchen besetzt. Von den Männchen der dekapoden Krebse werden im allgemeinen die großen Scheren zum Ergreifen der Weibchen benutzt, bei Paguriden[39] sind sie daher vielfach im männlichen Geschlecht stärker entwickelt als im weiblichen und bei einem Alpheiden, bei Athanas dimorphus[40], da übertrifft nicht nur der Scherenfuß der Männchen an Länge und Dicke sehr beträchtlich die entsprechende schlanke und schmale Extremität der Weibchen, er ist zudem noch an seinen Scherenästen mit Höckern und Zähnchen zur Vervollkommnung des Greifapparates ausgestattet (Fig. 302). Und ähnliches findet sich endlich auch bei Isopoden, wo bei der Gattung Serolis[41] das dritte Brustbein der Weibchen ein normales Schreitbein darstellt, das gleiche Bein der Männchen

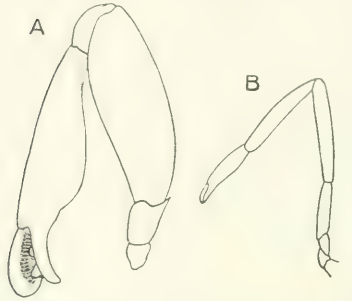


Fig. 302. Erstes Gangbein von Athanas dimorphus: A im männlichen, B im weiblichen Geschlecht. (Nach Coutière[40].)

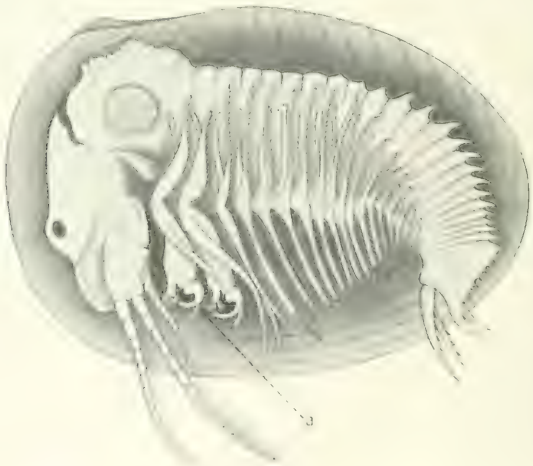


Fig. 303. Männchen von Estheria californica. (Nach Packard[42].) a die beiden klauentragenden Beinpaare.

dagegen wiederum eine besondere zum Festhalten der Weibchen dienenden Greifvorrichtung trägt, insofern das letzte Glied gegen das angeschwollene und mit

scharfen Dornen besetzte vorletzte Glied einschlagbar geworden ist. Hier sind also bereits direkte, für den männlichen Körper spezifische Neubildungen hinzugetreten. Deren Zahl läßt sich leicht im Aufzählen vermehren. Bei den Daphniden[42] trägt das Männchen vielfach an seinem ersten Beinpaar besondere Haken und Krallen oder gar lange Geißeln (Fig. 355, S. 361), womit es sich bei dem Paarungsakte, den wir oben (S. 121) in einem Beispiel etwas näher kennen lernten, an Schalenrändern und Vorderbeinen des Weibchens festhält. Noch höheren Grades sind die Um-

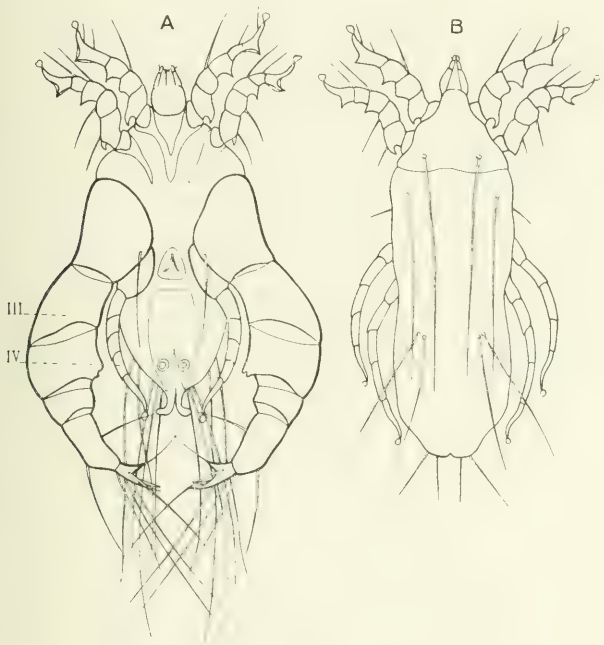


Fig. 304. Analges passerinus als Männchen (A) und Weibchen (B). (Nach Berlese[44].)

bildungen bei gewissen anderen Phyllopoden, bei Limnetis, bei Limnadia und Estheria[43]. Da sind die vorderen Beinpaare der Männchen — bei Limnetis nur das erste, bei den übrigen die beiden vorderen — an der Spitze zu kräftigen Greifklauen umgebildet, in denen eine hakig gebogene Klaue einem bezahnten Fortsatz gegenübersteht (Fig. 303). In querer Lage zum Körper hält sich das Männchen bei der Paarung an den Schalen des Weibchens fest, so fest, daß es auch bei fortgesetztem Umherschwimmen des Paares oder selbst dann, wenn man beide Tiere aus dem Wasser hebt, nicht abfällt.

Die Ausgestaltung und Wirkungsweise der sehr komplizierten Greiffüße der männlichen Copepoden haben wir bereits in einem früheren Kapitel (S. 132 ff.) ausführlich erörtert, sie stehen da in allerengstem Zusammenhang mit dem Vorgang der Spermaübertragung selbst und mußten daher dort schon besprochen werden.

Das alles wiederholt sich in seiner besonderen Form bei den Milben[44]. Auch da können die zum Festhalten der Weibchen bestimmten Extremitäten bei den Männchen einfach stärker ausgebildet sein als bei jenen, wobei allerdings dieser stärkere Ausbildungsgrad geradezu ungeheuerliche Dimensionen annehmen kann. Man betrachte sich nur einmal die massig angeschwollenen und

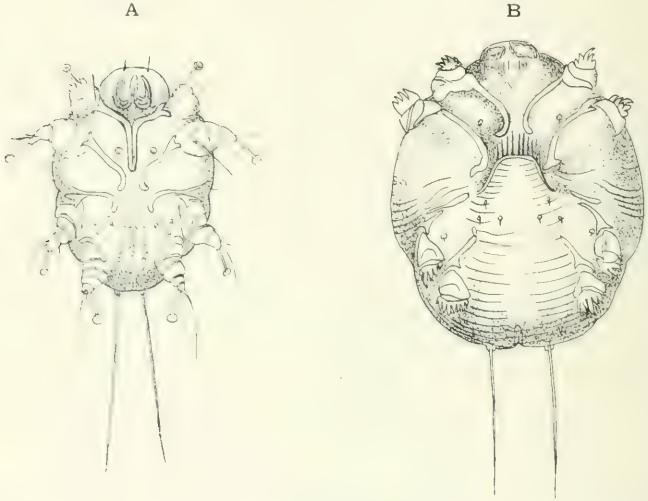


Fig. 305. Dermatoryctes fossor als Männchen (A) und Weibchen (B). (Nach Ehlers[44] aus Dahl[44].)

weit das Körperende überragenden Beine des dritten Paares bei den Männchen von Analges passerinus, einer im Gefieder von Finken schmarotzenden Milbe im Vergleich zu denen des Weibchens (Fig. 304). Häufig ist, wie hier, das dritte Beinpaar von diesen Umbildungen betroffen, in anderen Fällen, so bei Gamasus-Arten, ist es das zweite und wieder bei anderen, wie vor allem bei Hydrachniden, ist es das vierte. Die Umbildungen betreffen zunächst die Größe, führen aber dann weiter zu stärkerem Borstenbesatz, zu Greifdornen und Greifhaken. Letzteres in sehr eigenartiger Form bei einer anderen, auf der Bachstelze schmarotzenden Analges-Art, bei Analges clavipes, wo zunächst das dritte Beinpaar keulenartig angeschwollen ist, wo aber dann weiter das verbreiterte Schenkelstück einen starken Zahnfortsatz trägt, dem zwei Endklauen entgegenwirken,

so daß es fast zur Scherenbildung kommt (Fig. 682 A). Die Umbildungen führen an den Beinen zur Herausbildung von Haftscheiben, solche tragen langgestielt an ihren gestreckten Beinen die Männchen von Dermatoryctes fossor, einer Krätzmilbe der Vögel (Fig. 305). Wenn derartige Haftscheiben in beiden Geschlechtern auftreten — bei Dermatoryctes fehlen sie an den kurzen Stummelfüßen der Weibchen ganz —, so sind sie zumeist wenigstens bei den Männchen in größerer Zahl vorhanden. Es können übrigens auch bei echten Spinnen die Beine der Männchen zu Greiforganen werden, sie sind bei ihnen meist länger als bei den Weibchen, sie können ferner gleichfalls, wie bei manchen Epeiriden, keulenförmig angeschwollen, mit Dornen, Zähnchen und Stacheln besetzt sein[45].

Um eine Verlängerung männlicher Gliedmaßen handelt es sich zunächst auch bei den Insekten. In wiederum sehr drastischer Form etwa bei den Eintagsfliegen[46], wo die Vorderbeine der Männchen ganz außerordentlich viel länger sind als die weiblichen, länger durch eine sehr bedeutende Streckung der Tibia und der Tarsalglieder (Fig. 306). Mit diesen langen Greifarmen erhascht das Männchen ein Weibchen im Flug am Prothorax und vollzieht an ihm sich festhaltend, die Paarung in der oben bereits geschilderten Form (vergl. Fig. 286, S. 298). In welcher Art und ob überhaupt die ganz merkwürdig langen Vorderbeine gewisser tropischer Käfer mit dem Paarungsvorgang in Zusammenhang stehen, wissen wir nicht, auf jeden Fall aber kommen sie nur den Männchen zu und verleihen denselben ein sehr abenteuerliches Aussehen (Fig. 307). Zum Längenwachstum treten dann wiederum allerlei sonstige Umgestaltungen hinzu. Bei Hymenopteren zeigen viele Bienenmännchen[47] verlängerte und verbreiterte Schenkel und Schienen an Vorder-, Mittel- oder Hinterbeinen, dazu kommen Zahnfortsätze und Haarbüschel. Um einige Beispiele herauszugreifen, so sind bei Macropis die Schenkel und Schienen der Hinterbeine keulenartig verdickt, sind bei Nomia latipes die Hinterschienen blattförmig verbreitert, sind bei Anthophora gracilipes die Tarsen der Mittelbeine zur Länge des ganzen Körpers ausgewachsen, sind zudem Hüfte und Schenkelring mit Zacken und Dornen besetzt, Schenkel und Schiene in der sonderbarsten Weise verkrümmt und verdickt. Bei Megachile sind die Vordertarsen verbreitert und mit einer eigentümlichen Behaarung versehen, bei Apis florea trägt der Metatarsus ein seltsames fingerartiges Klammerorgan, kurz es ist eine große Mannigfaltigkeit der allerverschiedensten Bildungen nachweisbar.

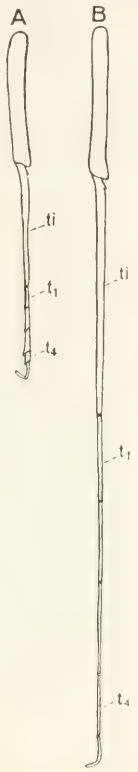


Fig. 306. Vorderbeine einer Eintagsfliege (Iron longimanus): A des Weibchens, B des Männchens. (Nach Eaton[46].) t_{1-4} Tarsalglieder, ti Tibia.

was übrigens auch für gewisse Blattwespenmännchen[48] gilt. Die Betätigungsform läßt sich unschwer beobachten. Ein Männchen von Anthophora pilipes etwa stößt von oben her auf ein ruhig an einer Blüte saugendes Weibchen, ergreift es, purzelt mit ihm zu Boden und vollzieht die Kopula, wobei dann die modifizierten Mittelbeine fest den Körper des Weibchens umschließen.

Etwas anderer Art sind die Umbildungen an den Beinen männlicher Käfer. Die hier stets wohl entwickelten Krallen machen ja an sich schon die Extremitäten zu brauchbaren, sich vielfach im Leben dieser Insekten betätigenden Klammerorganen. Sie werden als solche vervollkommnet, und zwar in Rücksicht auf die einseitige geschlechtliche Betätigung, durch das Hinzutreten besonderer Hafteinrichtungen, unter Ausbildung einer größeren Reibungsfläche, unter Ausbildung von Saugscheiben[49]. Beim Hydrophilus-Männchen ist das

Fig. 307. Männchen von Macrochirus longimanus (Amboina). (Nach photographischer Aufnahme eines Präparates aus dem Phyletischen Museum zu Jena.)

klauentragende Tarsalglied des vorderen Beinpaares lappenartig verbreitert und auf der Unterseite mit starken Dornen besetzt, es heftet sich damit an den Rändern der Flügeldecken des Weibchens fest, während die Klauen der Mittelbeine unmittelbar die Ränder umgreifen. Die Vereinigung der Geschlechter dauert so tagelang, bis schließlich die eigentliche Begattung in ganz kurzer Zeit vollzogen wird[50]. Bei Silphiden (Silpha, Necrophorus) sind alle vier Tarsalglieder der Vorderbeine im männlichen Geschlecht verbreitert sowie mit einem starken Borstenbesatz ausgerüstet (Fig. 308B), und bei Cicindeliden wie Carabiden treten an Stelle der Borsten hohle, sich verbreiternde Chitinröhrchen (Fig. 308A), die auf die Oberfläche des weiblichen Käfers aufgesetzt sich daselbst anzusaugen vermögen und so einen wirksamen Halteapparat darstellen. Zumal die Zahl

dieser Chitinröhrchen eine ungeheuer große sein kann, bei Carabus granulatus hat man ihre Zahl auf zehntausend für einen Tarsus berechnet. Ihren Höhepunkt erreichen diese Bildungen bei den Dytisciden[51], den Schwimmkäfern also, deren Aufenthalt im Wasser ja das Männchen so leicht von dem glatten Weibchenkörper abgleiten lassen muß, die Erwerbung vollkommener Haftvorrichtungen also sehr begünstigen wird. Die Umbildungen betreffen auch hier nur die Tarsalglieder, prägen sich aus in erster Linie durch Verbreiterungen, die bei manchen Gattungen (Colymbetes) nur angedeutet sind, bei anderen wahrhaft monströse Dimensionen annehmen, die bei den einen nur an den Vorderbeinen, bei anderen an diesen wie an den Mittelbeinen zu finden sind. Als besonderes Beispiel diene

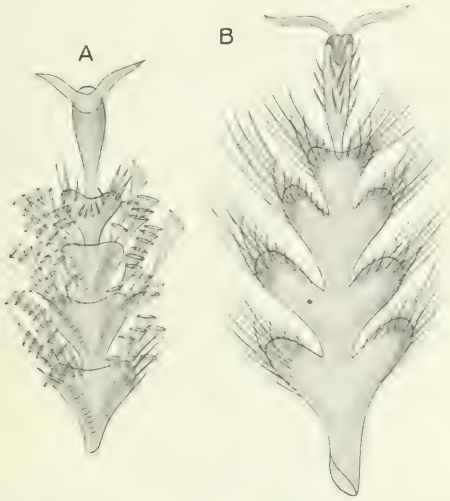


Fig. 308. Tarsale Haftvorrichtungen am Vorderfuß männlicher Käfer: A eines Carabiden (Feronia nigra), B eines Silphiden (Necrophorus germanicus). (Nach Simmermacher[49].)

unser Dytiscus marginalis. An Vorder- und Mittelbeinen der Männchen sind die beiden Endglieder des Tarsus normal zylindrisch gestaltet, die drei ersten Tarsalglieder dagegen stark verbreitert, an den Mittelbeinen etwa um das Zweiundeinhalbfache, an den Vorderbeinen gar um das Sechsfache des ursprünglichen Querschnittes. Die verbreiterten Tarsalglieder treten zusammen zur Bildung einer Scheibe (Fig. 309), und diese ringsum mit starken Borsten besetzte Scheibe ist nun der Träger besonderer Haftapparate in Form gestielter Haftnäpfe. Solche zeigen sich in zwei Größen. Kleine Saugnäpfe treten in sehr großer Zahl an Vorder- und Mittelbeinen auf, die größeren sind nur in der Zweizahl vorhanden und finden sich nur an den Vorderbeinen. Alle sind rein chitinöse Bildungen, als solche wohl auf modifizierte Borstenhaare zurückzuführen und im besonderen

wohl auf die einfachen Chitinröhrchen der Carabiden zu beziehen. Die Wirkung dieser Haftapparate beruht auf einer Saugwirkung. Unter Druck werden sie zunächst der Unterlage fest angepreßt, ein Nachlassen des Druckes läßt sie elastisch ihre ursprüngliche Form wieder annehmen, es entsteht zwischen Unterlage und abgehobener Scheibe ein luftverdünnter Raum, wodurch der normale äußere Luftdruck für den ganzen Apparat zum Überdruck wird und als solcher die pressende Haftwirkung ausübt. Nötig ist dabei natürlich, daß die Ränder der Saugscheibchen fest an die Unterlage anschließen. Und dieser Anschluß, und damit der Abschluß des inneren Vakuums gegen die äußere Luft, wird ge-

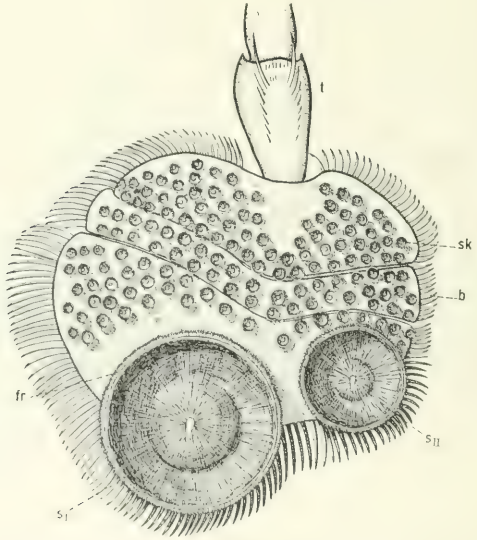


Fig. 309. Haftscheibe am Vorderfuß des Männchens von Dytiscus marginalis. (Nach Blunck (1)[24].) b Borstenbesatz, fr Fransenbesatz der großen Haftnäpfe, $s_{I, II}$ die großen, sk die kleinen Haftnäpfe, t die unverändert gebliebenen Endglieder des Tarsus.

sichert durch ein Hautdrüsensekret, das zwischen Unterlage und Saugnapf abgeschieden wird, an den großen Haftnäpfen im besonderen durch randständigen Fransenbesatz eine Sammelstätte findet. Man hat mit Recht die Wirkung dieses Sekrets mit der Aufgabe des Dichtungsfettes physikalischer Luftpumpen verglichen. Die Handhabung des gesamten Haftapparates ist bei Dytiscus marginalis derart, daß das Männchen sich von oben her auf das Weibchen stürzt, es ergreift und nun die Verklammerung beider Körper derart vornimmt, daß die Haftscheiben der Vorderbeine dem Halsschild, die der Mittelbeine dem hinteren Elytrenabschnitt aufgedrückt werden, während die Krallen gleichzeitig den

Körperrand umgreifen (Fig. 310). Die Befestigung ist eine überaus sichere, so gut wie nie gleitet ein Männchen von dem eingefangenen Weibchen ab, obwohl dieses zunächst in wilder Flucht durch das Wasser schießt.

Fig. 310. Ein Pärchen von Dytiscus marginalis, die Fixierung des männlichen Körpers zeigend. (Nach Blunck (2)[51].)

Alle geschilderten Einrichtungen der Gliedertiere lassen sich ohne weiteres ableiten aus einer Verstärkung der ursprünglichen Greif- und Haftfunktion von Bewegungsorganen, wie sie ja auch allenthalben außerhalb des Gebietes geschlechtlicher Betätigung nachweisbar ist. Auffälliger muß es schon erscheinen,

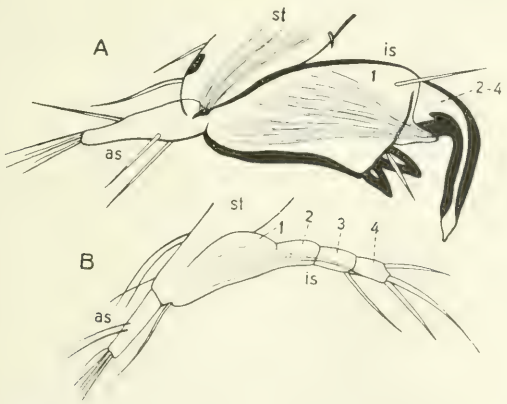


Fig. 311. Die zweite Maxille eines marinen Ostracoden (Macrocypris): A des Männchens, B des Weibchens. (Nach Müller[52].) as Außenast, is Innenast, st Stammteil (Protopodit), 1—4 die vier Glieder des Innenastes.

wenn Mundwerkzeuge zu Halteapparaten werden. Das gilt eigentlich schon für die oben genannten Copepodenfamilien, die den Kieferfuß als Greiforgan verwenden, wenn man diesen Kieferfuß der zweiten Maxille zurechnet. Eben diese nämliche Extremität ist aber ganz offenbar zu einem spezifischen sexuellen Greiforgan geworden bei gewissen Männchen mariner Ostracoden[52] unter stärkster Umformung ihrer ursprünglichen Gestalt. Die peripheren Glieder des Innenastes der zweiten Maxille sind verschmolzen zu einem stark chitinisierten Haken, der gegen das am Rande mit Chitinzähnen besetzte voluminöse Basalglied einschlagbar ist (Fig. 311 A). Die entsprechenden Teile der gleichen weiblichen Extremität sind entweder normal gestaltet (Fig. 311 B) oder aber es fehlt diese Extremität im weiblichen Geschlecht ganz.

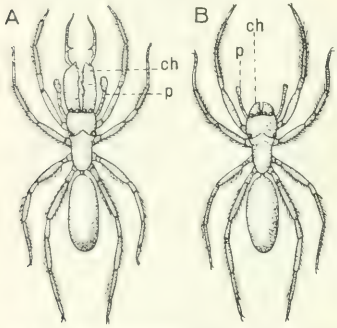


Fig. 312. Männchen (A) und Weibchen (B) von Salticus formicarius. (Nach Peckham[53].) ch Cheliceren, p Pedipalpen.

Außerordentlich mächtige, ja zuweilen fast monströse Greiforgane bilden sich aus den Cheliceren mancher Spinnenmännchen heraus[53]. Es ist besonders die Familie der Attiden, deren Männchen stark vergrößerte, mit Haken, Dornen und Zähnchen besetzte, wagerecht nach vorn gestreckte Oberkiefer tragen (Fig. 312 A), wogegen die zugehörigen Weibchen von solchen Umformungen gar nichts zeigen (Fig. 312 B). Bei dem tropischen Bathippus montrouzieri erreichen die eigenartig gekrümmten Oberkiefer der Männchen gar die Länge des ganzen Körpers (Fig. 313), wie weit aber freilich diese merkwürdigen Organe wirklich als Greiforgane zu dienen vermögen, muß vorläufig dahin gestellt bleiben.

Fig. 313. Männchen von Bathippus montrouzieri, mit extrem verlängerten Cheliceren. (Nach Dahl[53].)

Unter den Insekten zeigt ähnliches nur die Ordnung der Hymenopteren. Zunächst die Gruppe der solitären Bienen[47], wo Andrena-Arten im männlichen Geschlecht lange, oft riesig entwickelte und an der Basis einen großen dünnen Dorn tragende Mandibeln aufweisen, mit denen sie die Weibchen am Hals oder an der Basis des Hinterleibes packen. Zeigen solches weiter dann einzelne Blattwespen[48], Männchen von Cimbex, Trichiosoma, Clavellaria sind mit langen, stark gezähnten Mandibeln ausgerüstet, deren Gebrauch freilich noch nicht sicher steht. Sie scheinen, wie übrigens auch bei Bienen, zugleich als Waffen sich bekämpfender Männchen zu dienen.

Zu Klammerorganen werden können endlich auch noch die zum wenigsten vorzüglich im Dienste des Tastsinnes stehenden Antennen. Zunächst ist das bei

Krebsen nachweisbar, wo ja leicht Antennen sehr verschiedenartige Funktionen übernehmen können. So sind vereinzelt bei den Männchen mariner Ostracoden[52] die Antennen mit Einrichtungen zum Festhalten der Weibchen ausgestattet, sind derartige Einrichtungen vor allem aber unter den Copepoden in weitester

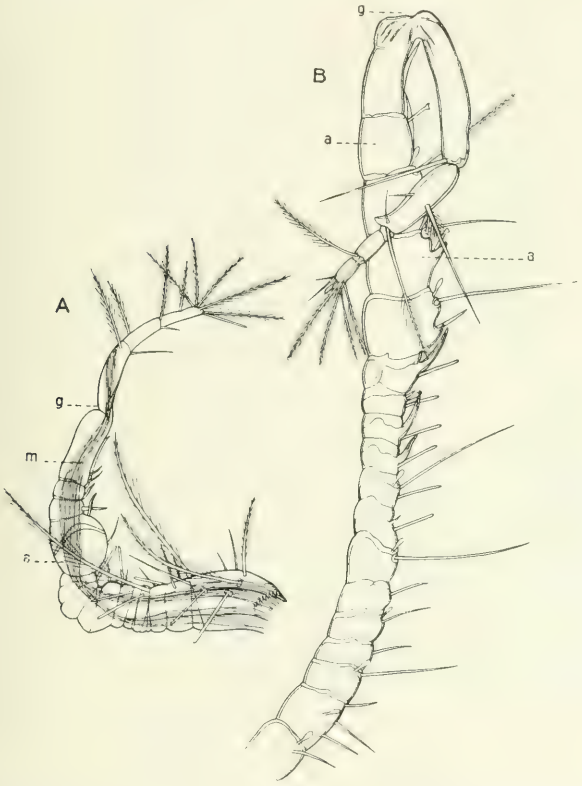


Fig. 314. Greifantennen männlicher Copepoden: A von Cyclops albidus, B von Diaptomus coeruleus. (Nach Schmeil[54].) a Bereich der mittleren Antennenregion, g Hauptgelenkstelle, m Beugemuskel.

Verbreitung anzutreffen[54]. Stets sind es da die vorderen Antennen, welche diese Sonderfunktion übernommen haben, entweder diejenigen beider Seiten zugleich (bei den Ampharthrandria mit Cyclopiden und Harpacticiden) oder aber nur die der rechten Seite (bei den Heterarthrandria mit den Centropagiden). Das Prinzip der Umgestaltung ist überall das gleiche. Zwischen zweien der zahlreichen

Glieder einer solchen vorderen Antenne, die normalerweise lang fadenförmig gestaltet ist, bildet sich ein verstärktes Gelenk aus. Es werden so aneinandergrenzende Abschnitte, die in sich fester gefügt sind, in erhöhtem Maße gegeneinander beweglich, im besonderen wird der peripherste Teil durch die Betätigung eines besonderen Beugemuskels gegen den vorausgehenden unter Bildung einer Schlinge einschlagbar. Um das an einigen Beispielen etwas eingehender zu erläutern, so gruppieren sich die siebzehn Glieder der Vorderantenne eines männlichen Cyclopiden (Fig. 314A) in drei Regionen. Von diesen dient die Basalregion der Verbindung mit dem Kopf, die mittlere Region ist durch eine Gelenkbildung rechtwinklig zur ersten einzustellen, erscheint häufig stark aufgetrieben, um Raum zur Aufnahme des mächtigen Beugemuskels zu schaffen, die dritte, die äußerste endlich, die nur drei Glieder umfaßt, ist durch eine erneute Gelenkbildung völlig gegen die mittlere einknickbar. Oder um noch einen zweiten Typus zu kennzeichnen, bei Diaptomus als einem Vertreter der Centropagiden (Fig. 314B) finden sich an der Greifantenne zwar gleichfalls die eben aufgezählten drei Abschnitte vor, aber der basale Abschnitt ist hier sehr lang, besteht aus zwölf Gliedern, der mittlere ist in seinen einzelnen Teilen wiederum zur Aufnahme eines sehr starken Beugemuskels aufgetrieben, und der letzte kann ebenso wie im ersten Beispiel in einem scharf ausgeprägten Gelenk gegen den vorletzten Abschnitt eingeschlagen werden. Haken, Borsten und Zahnbesatz unterstützen die Wirksamkeit des ganzen Greifapparates. Zunächst fängt das Männchen ein Weibchen, an einer beliebigen Stelle des Körpers zugreifend, ein, sodann aber wird die Schlinge stets um einen ganz bestimmten Körperteil gelegt, bei den Cyclopiden meist um den vierten Schwimmfuß des Weibchens (Fig. 114, S. 134), bei Diaptomus um die weibliche Furka (Fig. 112, S. 133) und bei Canthocamptus, einem Vertreter der Harpacticiden, um die Endborsten des Furkaabschnittes (Fig. 315).

Fig. 315. Greifstellung eines Pärchens von Canthocamptus crassus. (Nach Wolf[51].)

Es hängt diese verschiedene Art der Befestigung mit den verschiedenartigen Formen der Spermatophorenübertragung zusammen. Ist die Vereinigung einmal erfolgt, so ist die Verbindung eine außerordentlich feste. Zwar sucht das Weibchen zunächst durch wildes Umherschwimmen, dabei das Männchen rücksichtslos hin und her schleudernd, sich zu befreien, es gelingt ihm das aber niemals. Schließlich beruhigt es sich, worauf nach kürzerer oder längerer Zeit die Übertragung der Spermatophore erfolgt, in der Weise, wie es in einem früheren Kapitel (S. 132ff.) schon eingehend geschildert worden ist.

Fig. 316. Männliche (m) und weibliche (w) Antenne von Sminthurus apicalis während der Umschlingung. (Nach Reuter[55].)

Sehr viel spezialisierter als Sinnesorgan ist die Antenne der Insekten, und doch kann auch sie zum Greiforgan eingerichtet werden. Es ist das geschehen bei der primitiven Insektenfamilie der Sminthuriden[55], Vertretern der Collembolen, wiederum bei den Männchen. Da sind zunächst die einzelnen Glieder winklig zueinander gestellt, ist ferner das zweite Glied stark aufgetrieben und, wie zugleich das dritte, durch hakenförmig gekrümmte Fortsätze und Dornen ausgezeichnet (Fig. 316). Das Männchen umschlingt mit diesen so eigenartig umgeformten Antennen die ganz normal gestalteten Fühler des Weibchens und läßt sich dann in einer eigenartigen Rückenlage tagelang von demselben umherschleppen (Fig. 317), bis dann die Spermaübertragung unter den sonderbaren Erscheinungen erfolgt, die bei einer früheren Gelegenheit (S. 130) bereits besprochen worden sind.

Fig. 317. Vereinigtes Pärchen von Sminthurides penicillifer. (Nach C. Börner aus Brehms Tierleben[56].) Links das Weibchen, rechts das Männchen.

Noch eigenartiger ist es aber vielleicht, wenn solche Antennen wirkliche Greifzangen werden. Zu solchen umgestaltet sind die Fühler der männlichen Mallophagen[57], einer auf Vögeln und Säugetieren ektoparasitisch lebenden niederen Insektengruppe. Da erscheint zunächst das Basalglied beträchtlich verdickt, so bei Trichodectes, Lipeurus und anderen, da tritt aber dann bei Goniodes am distalen Rande eben dieses verdickten Gliedes ein gegabelter Chitinfortsatz auf und gegen diesen ist schließlich das hakenartig verlängerte dritte Fühlerglied einschlagbar, so daß eine wirkliche Zange entsteht (Fig. 318). Die beiden Endglieder der Antenne bleiben von diesen Umbildungen unberührt, ebenso wie auch die weiblichen Antennen durchaus normal fadenförmig gestaltet sind. Bei der Paarung nehmen die Geschlechter die oben (Kapitel 9, S. 224)

bereits geschilderte eigenartige Stellung ein, daß das Männchen sein Weibchen auf dem Rücken trägt; es besorgen die Greifantennen dabei die feste Verankerung der beiden Körper, indem sie von unten her Vorderbeine, Fühler oder Kopfseiten des Weibchens umschließen.

Den Höhepunkt in der Umgestaltung antennaler Anhänge zu sexuellen Greiforganen bieten aber dann nochmals Krebstiere, und zwar Phyllopoden der Familie der Branchipodiden[58]. Es handelt sich hier stets um die zweite Antenne der Männchen, sie zeigt uns in allen nur denkbaren Abstufungen einfachere und kompliziertere Zustände in unendlicher Mannigfaltigkeit. Einige ausgewählte Beispiele genügen, um über die Art und den Grad der Umgestaltung völlig zu orientieren. Relativ einfach liegen die Verhältnisse noch bei Artemia salina (Fig. 319A), wo die zweite Antenne des Männchens sich neben ihrem bedeutenden Umfang vor allem durch die schaufelförmige Umgestaltung ihres Endgliedes auszeichnet. Bei einem zweiten Typus, bei Chirocephalus bairdi (Fig. 319B), da ist zunächst das Endglied schon sehr viel beträchtlicher verändert, ist sichelförmig gebogen, mit einem beilförmigen Endknopf ausgestattet, da trägt aber dann weiter das Basalglied, das bei Artemia salina nur einen kleinen bestachelten Höcker zeigt, einen mächtigen Becheraufsatz, dessen Ränder gelappt erscheinen und aus dessen Mitte sich ein bandförmiger, gleichfalls gelappter Fortsatz erhebt. Solche Fortsatzbildungen sind ziemlich weit verbreitet, sie können im ausgedehnten Zustande eine sehr beträchtliche Länge erreichen und stellen mit ihren vielfach ausgefransten Rändern einen vortrefflichen Haftapparat dar. Ein dritter Typus zeigt Umbildungen nach einer ganz anderen Richtung hin, zu deren höchsten Komplikationen mannigfache Vorstufen hinführen. Bei Streptocephalus dichotomus (Fig. 319C) ist die Antenne zunächst dreigliedrig geworden. Das verdickte Basalglied trägt am Hinterrand einen dünnen etwas gebogenen Stab, am Vorderrand drei stark gezähnte Borsten, das zylindrische, geringelte Mittelglied weist distalwärts eine einfache Borstenreihe auf, das Endglied endlich ist zu einem bizarren Schereninstrument geworden, dessen Äste gekrümmt, mit Haken und Stacheln besetzt sind. Leider wissen wir nicht allzuviel über die Anwendung dieser seltsamen Greifapparate, deren Einzelteile für jede einzelne Art ihre besondere Gestaltung erhalten haben. Bei Branchipus konnte man beobachten, wie das Männchen ein Weibchen vom Rücken her mit seinen Zangen vor der Eiertasche umfaßt, dann seinen Hinterleib einkrümmt

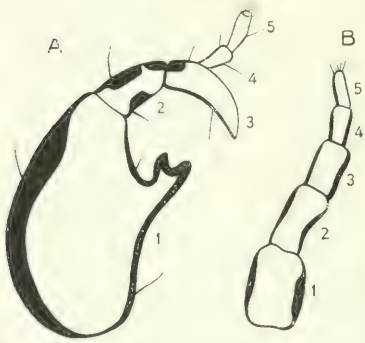


Fig. 318. Antennen der Gattung Goniodes: A des Männchens, B des Weibchens. (Nach Mjöberg[57].) 1—5 die fünf Fühlerglieder.

und seine röhrenartigen Begattungsglieder einzuführen trachtet. Wenn das nach mehreren mißglückten Versuchen gelungen ist, sinken beide Tiere langsam zu Boden und während dem erfolgt die Samenabgabe. Das Ganze dauert hier nicht

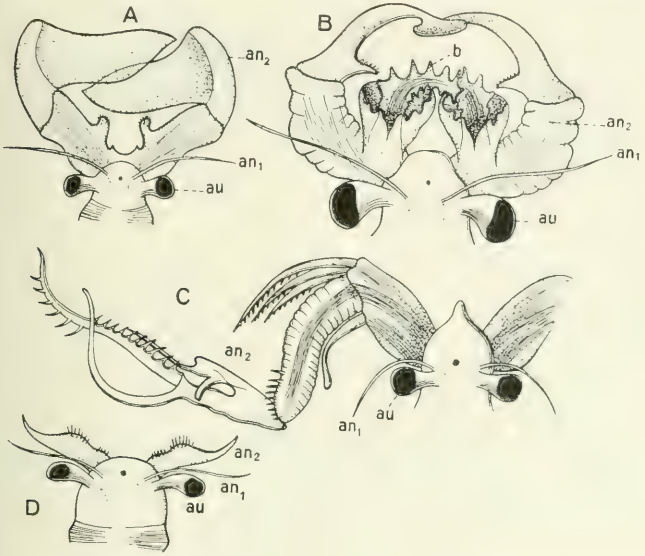


Fig. 319. Antennenbildungen verschiedener Branchipodiden: A des Männchens von Artemia salina, B von Chirocephalus bairdi, C von Streptocephalus dichotomus var. simplex, D des Weibchens von Artemia salina. (Nach Daday de Dées[58].) $an_{1,\ 2}$ erste und zweite Antenne, au Auge, b bandförmiger Fortsatz des Basalgliedes der zweiten Antenne.

allzulange, wogegen die vereinigten Geschlechter von Artemia stundenlang in der gleichen Umklammerung umherschwimmen (Fig. 320).

Neben den Gliedertieren sind es dann vor allem die Wirbeltiere, bei denen die Extremitäten zum Festhalten der Weibchen dienen. Wenn hieraus sich besondere Greifvorrichtungen entwickeln, so muß das natürlich auf einer ganz anderen morphologischen Grundlage geschehen. Nie kommt es bei den Wirbeltieren zu einer so extrem einseitigen Umgestaltung der Extremitäten im Dienste geschlechtlicher Betätigung, sie behalten stets in vollem Umfange daneben ihre normale Funktion bei. Es steht eben dem Wirbeltierkörper nicht ein solcher Reichtum, um nicht zu sagen Überfluß von Extremitäten zur Verfügung wie

Fig. 320. Pärchen von Artemia gracilis in der Umklammerungsstellung. (Nach Packard[68].)

dem Körper der Gliedertiere, wo infolge dieses Reichtums der Ausfall des einen oder anderen Extremitätenpaares leicht ertragen wird, für die Gesamtheit der körperlichen Betätigung nicht allzu schwer ins Gewicht fällt.

Fig. 321. Pärchen von Diemyctylus viridescens im Vorspiel der Begattung. (Nach Zeller[59].)

Eine Beihilfe während der Paarung liefern schon die Vorderbeine vieler Säugetiere, wenn sie dem von hinten aufgesprungenen Männchen eine Stütze auf dem weiblichen Körper ermöglichen, wenn sie gar eine förmliche Umklammerung der Weichengegend des Weibchens herbeiführen. Bedeutsamer sind die Leistungen der Extremitäten aber dann freilich bei der Paarung der Amphibien

Fig. 322. Ventralfläche des hinteren Rumpfendes und der Hinterextremitäten von Diemyctylus viridescens. (Nach von Eggeling[59].)

und Reptilien. Bei den Erdmolchen dienen dem Männchen die Vorderbeine zum Festhalten der Weibchen (vergl. S. 126), bei einzelnen Wassersalamandern, wie Diemyctylus viridescens, dagegen die Hinterbeine. Es erfordert diese letztere Form eine nähere Besprechung[59]. Das Männchen springt dem Weibchen auf den

Nacken und klammert sich mit seinen Hinterextremitäten an dessen Kehle fest, krümmt seinen Körper um den Kopf des Weibchens herum und vollführt nun ein in wedelnden Bewegungen des Schwanzes sich ausprägendes Vorspiel (Fig. 321). Das kann stundenlang dauern, bis dann erst der oben (S. 125) bereits geschilderte Akt des Absetzens der Spermatophore erfolgt. Was aber diesem Fall besondere Bedeutung verleiht, das ist, daß die Hinterbeine der Männchen Sonderdifferenzierungen in Hinsicht auf diese besondere geschlechtliche Funktion erworben haben. Sie sind kräftiger und gedrungener als beim Weibchen, sie sind im Verlaufe des Unterschenkels von einem Hautsaum besetzt, sie tragen auf der Innenseite, also auf der Haftfläche, erhabene Rauhigkeiten. Solche bilden auf der Unterfläche des Oberschenkels Querleisten, erscheinen auf Unterschenkel und Fußabschnitt als unregelmäßige Flecken (Fig. 322), überall sind sie als Erhebungen der Haut von einem verdickten Epithel überzogen, das zu äußerst in

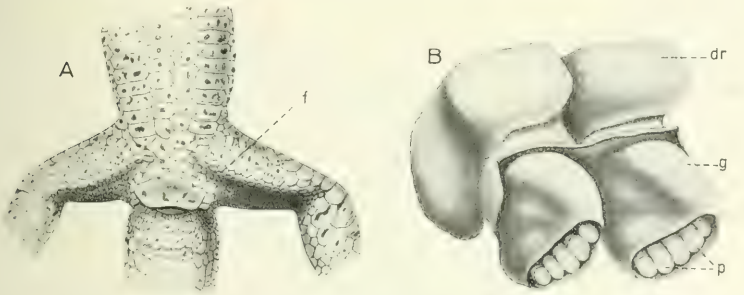


Fig. 323. Femoralorgane einer männlichen Lacerta agilis: A Gesamtanordnung in einem Blick auf die Ventralfläche der hinteren Rumpfpartie und der Oberschenkel, B freigelegte einzelne Femoralorgane. (Nach Tölg[60].) dr „Drüsenkörper", g dessen Ausführgang, f Reihe der Femoralorgane, p vorragende Hornzapfen.

einen schwarzbraunen Überzug von verhornten Kegeln und Zapfen übergeht. Natürlich fördern diese Rauhigkeiten trefflich die Haftwirkung an der glatten Haut des weiblichen Körpers.

Das führt uns unmittelbar über zu den Eidechsen. Auch da werden bei der Paarung, wie wir früher (S. 228) schon sahen, die Hinterbeine vom Männchen zum Festhalten des Weibchens benutzt, indem es mit ihnen über die Schwanzwurzel desselben hinwegtritt und dessen Körper an sich preßt (Fig. 221). Auch das hatte die Ausbildung besonderer Haftvorrichtungen zur Folge. Bei den Männchen der Eidechsenfamilie der Lacertiden[60] zieht sich über die Unterfläche der Oberschenkel eine Längsreihe kegelförmig aufgerichteter Schuppen hin, die in ihrer Gesamtheit eine erhabene Leiste darstellend die Träger der sog. Femoralorgane sind (Fig. 323 A). Diese letzteren gehen hervor aus eingesenkten Teilen der Epidermis und setzen sich zusammen aus einem stielartigen Ausführgang sowie einem inneren, durch Bindegewebssepten in zahlreiche Läppchen zer-

legten pilzhutartig verbreiterten „Drüsenkörper" (Fig. 323B). Dieser „Drüsenkörper" erzeugt aber nun nicht etwa ein Sekret, sondern von seinem Boden geht eine überaus lebhafte Wucherung von Zellen aus, die allmählich der Verhornung unterliegen, dabei sich von innen her nach außen vorschieben, den ganzen Stiel durchsetzen (Fig. 324) und schließlich als kegelförmige Hornzapfen in größerer Zahl aus dem Mündungsbereich eines Femoralorganes vorragen (Fig. 323B). Und diese Hornzapfen sind es nun, die in Verbindung mit der erhabenen Schuppe, aus deren Mitte sie sich erheben, durch ihren Reibungswiderstand die Haftung der Schenkelunterseite an dem weiblichen Körper sehr bedeutend verstärken, ein Abgleiten von den glatten Schuppen verhüten. Zur Brunstzeit sind die Organe stark angeschwollen, ist ihre produktive Tätigkeit am intensivsten und ragen daher dann die Hornzapfen weit vor. Zu anderen Zeiten findet man diese Zapfen stark abgenutzt, dann erscheinen die Femoralorgane auf den Schuppen als

Fig. 324. Längsschnitt durch das Femoralorgan einer männlichen Lacerta agilis. (Nach Tölg[40].). dr „Drüsenkörper", g dessen Ausführgang, h innerer Hornzapfen, p dessen vorragende Papille.

förmliche Gruben, weshalb man sie auch vielfach als „Schenkelporen" bezeichnet hat.

Das Gesagte gilt für die Lacertiden, wo derartige Epidermoidalorgane wohl den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreichen, sie finden sich aber weit verbreitet wohl in allen Familien der Eidechsen. Nicht nur an den Schenkeln sind sie gelegen, sie treten auf in der Umgebung des Afters als Anal- und Präanalorgane, in der Weichengegend als Inguinalorgane. Sie sind dann vielfach sehr viel einfacher gestaltet, erscheinen als napfförmige Epidermiseinsenkungen, die von einem Pfropfen verhornter Zellen erfüllt sind, bilden so gewissermaßen Anfangsstufen der komplizierten Femoralorgane. Agamen besitzen beispielsweise solche einfachere Organe.

Anderer Art sind die Haftvorrichtungen bei den Männchen von Geckonen.

Wohl finden sie sich an den gleichen Körperstellen, aber sie sind entweder, wie bei Phelsuma[61], einfache nach außen gerichtete, paarweise zu beiden Seiten des Kloakenspaltes gelegene Kegel, die aus vorgewölbten Schuppen entstanden sind, oder aber sie erscheinen, wie bei Phyllodactylus[62], als schuppenartige Platten zu beiden Seiten der Schwanzwurzel und erhalten durch eine eingelagerte Knochenplatte eine feste Stütze. Offenbar sind das alles Haftorgane, wenn auch über ihre Funktion im einzelnen nichts bekannt zu sein scheint. Eine interessante Parallelerscheinung ist bei gliedlosen gepanzerten Amphibien der Kohle- und Permzeit nachgewiesen, wo, bei Ophiderpeton beispielsweise in hoher Ausbildung, in der Kloakenregion eigenartige Kammplatten, hervorgegangen aus modifizierten Teilen des Hautpanzers, lagen[63]. Über mehr als eine Vermutung erhebt sich freilich hier ihre Deutung als sexuelle Haftorgane erst recht nicht.

Die Haftvorrichtungen an den Hinterextremitäten von Amphibien (Diemyctylus) und Reptilien sind zweifellos auf Bildungstendenzen gleicher Art zurückzuführen, es sollen Hautverdickungen und Verhornungen die Rauhigkeit der Haftflächen verstärken. Als Ausgangspunkt dürfen wohl Bildungen, wie sie Diemyctylus aufweist, gelten, wenn auch natürlich dabei an eine unmittelbare phyletische Vorstufe nicht gedacht werden kann. Die unvergleichlich viel stärkere Produktion von Hornsubstanz an diesen Organen bei den Reptilien darf wohl in unmittelbarsten Zusammenhang gebracht werden mit den Einwirkungen, welche das Landleben, der Aufenthalt in trockener Luft auf die Epidermis ausübt[64]. Zweifellos gar nichts mit den geschilderten Bildungen haben zu tun die echten Drüsenorgane, wie sie auf der ventralen Oberschenkelfläche gewisser tropischer Anuren, von Mantidactylus beispielsweise, auftreten. Da haben wir wirkliche Hautdrüsen vor uns, die Massen eines besonderen Sekretes liefern, das zweifellos zum Geschlechtsleben in Beziehung steht, in welcher Art freilich, das ist nicht bekannt. Sie sind zudem in beiden Geschlechtern entwickelt, beim Weibchen allerdings in beträchtlich abgeschwächter Form[65].

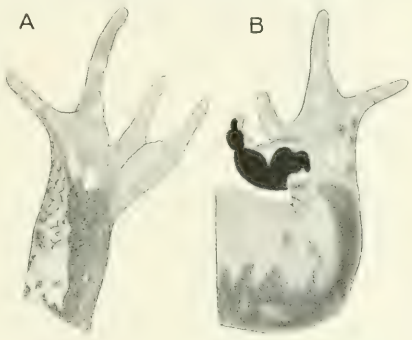


Fig. 325. Vorderextremität von Rana temporaria während der Brunstzeit: A des Weibchens, B des Männchens. Von der Volarfläche gesehen.

Wirklich echte Haftorgane treten aber dann bei diesen nämlichen Anuren an den Vorderextremitäten uns entgegen, in sehr weiter Verbreitung und in einer Intensität der Ausbildung, die bestimmend die Gesamtform der Extremitäten beeinflußte. Schon bei einer früheren Gelegenheit (S. 117) wurde ausführlich besprochen, wie die Männchen der Frösche und Kröten stets die Vorderbeine benutzen, um die Weibchen während des Paarungsvorganges in der Achsel- oder

Lendengegend fest zu umklammern, wie die Geschlechter in dieser Stellung tagelang verharren, bis endlich der Laichakt und die Besamung der Eier vor sich geht. Dieses lange Verweilen in der Umklammerungspose erfordert besondere Vorrichtungen, die dem dabei ausschließlich aktiv sich betätigenden Männchen seine Aufgabe zu erleichtern haben[66]. Einmal ist die Vorderextremität der Männchen bedeutend stärker entwickelt als die weibliche (Fig. 325), und das ist vorzugsweise darauf zurückzuführen, daß die Beugemuskeln, insbesondere zur Brunstzeit, eine sehr beträchtliche Volumzunahme erfahren. Es gilt das vor allem für den Flexor carpi radialis sowie für den Abductor indicis longus, beide Muskeln wirken ihrerseits zurück auf die Gestaltung ihrer Knochenansatzstellen. Die starke Entwicklung des Handwurzelbeugemuskels hat die Ausbildung einer kräftigen Knochenleiste auf dem Mittelstück des Oberarmknochens als seiner Ursprungsstelle zur Folge, der an zweiter Stelle genannte Abduktormuskel ruft eine scharf ausgeprägte rauhe Leiste auf dem Metacarpalknochen des zweiten Fingers hervor, dienend zur Insertion seiner Sehne. Das Äußerste in dieser Hinsicht hat sich wohl bei einem südamerikanischen Frosch verwirklicht, bei Cystignathus ocellatus, wo die Vorderarme der Männchen eine ungeheure Mächtigkeit erreichen, wo die Oberarmknochen durch das Auftreten starker Muskelleisten von Grund aus verändert erscheinen, zumal wenn man sie mit den einfach zylindrischen Röhren der weiblichen Armknochen vergleicht (Fig. 326). Die Wirkung dieser starken Beugemuskel ist eine überaus mächtige, es verfallen die Muskeln in einen tonischen Kontraktionszustand von solcher Stärke, daß es kaum möglich ist, die umschließenden Arme von dem weiblichen Körper ohne gewaltsames Erbrechen zu lösen.

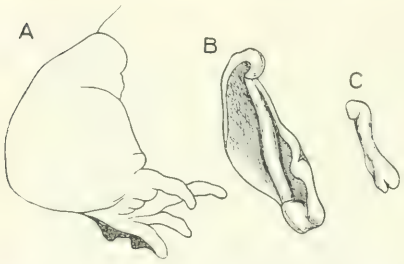


Fig. 326. Cystignathus ocellatus: A Vorderextremität des Männchens in äußeren Umrißlinien, B Humerus des Männchens, C des Weibchens. (Nach Camerano[66].)

Zweitens treten an dem äußeren Hautüberzug dieser Vorderextremität Schwielenbildungen auf. Bei unseren Rana-Arten ist Träger derselben der aufgetriebene „Daumen", der in Wirklichkeit bei Reduktion des eigentlichen Daumens den zweiten Finger darstellt. Die Schwiele selbst zieht sich, in einzelne Felder zerfallend, über Volarfläche und Außenrand des ganzen Daumens hin, sie erscheint bei höchster Ausbildung, also zur Brunstzeit, tief schwarz gefärbt (Fig. 325 B). Dies Aussehen hängt mit dem histologischen Aufbau zusammen. Die gesamte Oberfläche der Schwiele ist von spitzen Höckerchen besetzt, die zwischen ihren mehrfachen Lagen verhornter Zellen reichliche Pigmentablagerungen enthalten. Dazu sind im Bereiche des Coriums die tubulösen Drüsen außerordentlich mächtig angeschwollen, sie rufen nicht zum wenigsten die starke Vorwölbung

der ganzen Schwiele hervor. Das Ganze wirkt als Haftapparat, insofern bei der Umklammerung die Schwielen mit ihrer rauhen Oberfläche sich fest in die Haut des weiblichen Körpers eindrücken. Je nach der Lage dieser Berührungsstellen wechseln die Schwielen bei den verschiedenen Anurenmännchen ihren Ort. Bei Bufo vulgaris erscheinen sie auf der Rückenfläche der drei ersten Finger, weil hier die kleinen Männchen mit ihren kurzen Vorderbeinen nur bis in die Achselhöhlen der Weibchen reichen und so mehr die Rückenfläche ihrer Finger mit der weiblichen Körperhaut in Berührung kommt. Bei anderen Krötenmännchen, die ihr Weibchen in der Leistengegend umfassen, da liegt die Schwiele bei Pelobates auf der Außenfläche des Oberarms (Fig. 328 A), da liegt sie bei Bombinator auf Daumenballen und Unterarm. Es können Schwielenbildungen bei den Anuren dann aber auch an den verschiedensten sonstigen Körperstellen auftreten, ohne daß freilich das Verständnis ihrer funktionellen Beziehungen uns bis jetzt erschlossen wäre. Bei Alytes, wo ja das Männchen während des Paarungsaktes seine freie Beweglichkeit sich bewahren muß (vergl. S. 121), da fehlen Haftschwielen vollständig.

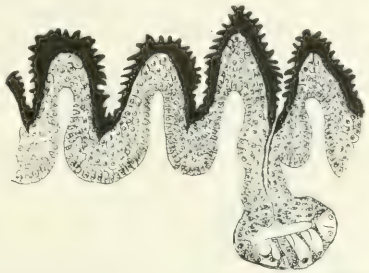


Fig. 327. Schnitt durch die Schwiele einer männlichen Bufo vulgaris, im Zustand während der Brunstzeit. (Nach Harms[66].)

Ebenso wechselnd wie die Lage der Schwielen ist auch ihre Struktur. Bei den Fröschen der Gattung Rana haben an ihrer Bildung gleichmäßig äußere Hornpapillen und Hautdrüsen teil. Bei Kröten der Gattung Bufo sind die

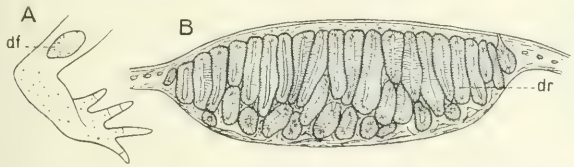


Fig. 328. Brunstschwiele des Männchens von Pelobates cultripes: A in ihrer Lage am Vorderarm, B im Schnitt. (Nach Phisalix[66].) df das drüsige Schwielenfeld, dr Hautdrüsen.

Hornhöcker sehr stark ausgeprägt, gar auf ihrer Oberfläche mit kleinen sekundären Hornstacheln besetzt (Fig. 327), wogegen die Hautdrüsen nicht über den normalen Stand hinaus entwickelt sind, und bei Pelobates fehlen umgekehrt die äußeren verhornten Epidermishöcker vollständig, ruft nur eine Anhäufung exzessiv stark entwickelter Hautdrüsen den Eindruck einer äußeren Schwiele hervor, die man viel eher ein Drüsenfeld nennen möchte (Fig. 328). Die Bedeutung des Sekrets der Drüsenschläuche, das zur Brunstzeit entleert wird, ist übrigens unbekannt, hier wie auch bei den Daumenschwielen der Frösche.

Es können schließlich ganz andersartige Haftvorrichtungen an den gleichen Vorderextremitäten der Frösche auftreten[67]. Bei den Männchen von Xenopus laevis sind die Seiten sämtlicher Finger von bürstenartigen Bändern bezogen, die sich weiter längs des ganzen Armes bis zur Achselgegend fortsetzen und zweifellos gleichfalls zum besseren Festhalten der in der Lendengegend umklammerten Weibchen dienen. Afrikanische Arthroleptis-Männchen sind durch eine beträchtliche Verlängerung des dritten Fingers ausgezeichnet.

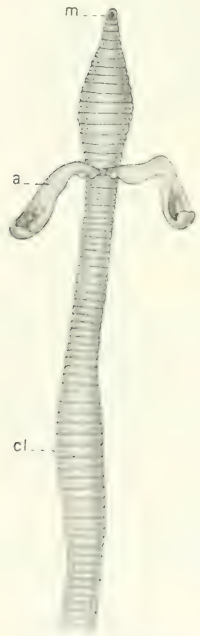


Fig. 329. Vordere Körperpartie von Alma zebanguii, von der Ventralseite (Nach D[illegible]) a lappenförmige Anhänge, cl Clitellumregion, m Mundöffnung

Es werden endlich außer den Extremitäten bei Amphibien und Reptilien auch noch andere Körperteile zur festen Vereinigung beider Geschlechter während der Paarung verwendet. Schlangen umschlingen sich mit ihren Leibern, Männchen von Wassersalamandern (Megapterna montana, Euproctus-Arten) nehmen ihren Schwanz zu Hilfe, um eine feste Schlinge um die Schwanzwurzel des Weibchens zu legen, lassen sogar nicht selten noch die Kiefer in Aktion treten, um in Rumpf oder Schwanz des Weibchens sich einzubeißen[68]. Letzteres Verfahren wenden auch die Eidechsenmännchen an, als wir von der Paarung der Lacerten sprachen (S. 228), haben wir Näheres darüber schon erfahren. Der Biß des Männchens in der Weichengegend des Weibchens läßt an dieser Stelle auf den Bauchplatten blau gefärbte Abzeichen der Unterkieferzähne zurück, die nicht selten ein förmliches Hufeisen bilden und lange als eine besondere Art von „Begattungszeichen" erhalten bleiben[69].

Alles, was wir bisher von Greif- und Halteinrichtungen kennen gelernt haben, verdankt seine Entstehung einer Umbildung bereits vorhandener Körperteile in irgendeiner Form, womit Funktionserweiterung und schließlich gar völlige Funktionsänderung verbunden war. Es können aber auch völlige Neubildungen auftreten. Zunächst in Form von Haftlappen als Auswüchsen des Körpers. Wahrscheinlich hierher zu zählen sind die eigenartigen lappenförmigen erektilen Fortsätze, wie sie der Genitalregion einzelner tropischer Regenwürmer, von Alma und Kynotus, ansitzen[70]. Bei Alma (Fig. 329) sind sie rinnenförmig gestaltet, am Ende napfförmig ausgehöhlt, auf ihrer Oberfläche von einem Drüsenepithel überzogen und von Saugnäpfen besetzt, im Inneren vom Samenleiter durchzogen. Über ihre Funktion ist Genaueres nicht bekannt, doch dienen sie offenbar in irgendeiner Weise zum Zusammenhalt der Körper während der Samenübertragung. Eine andere Auffassung läßt sie eine Rolle spielen bei einer mutmaßlichen Spermatophorenbildung.

Einen ganz unzweifelhaften Haftapparat von sexueller Bedeutung stellt dagegen der Stirnfortsatz gewisser Branchipodidenmännchen dar[2]. Wir haben eben erst die Umgestaltung der zweiten Antenne dieser Krebstiere zu Greiforganen kennen gelernt, da wo eine solche Umgestaltung unterbleibt, da tritt ein neues Haftorgan auf, der genannte Stirnfortsatz. Er ist ein sehr voluminöses Organ (Fig. 330 A), wird getragen von einem dreigliedrigen Stiel und spaltet sich in zwei Äste, die sich ihrerseits wieder baumartig verästeln. Die Äste selbst sind überaus mannigfach gestaltet, bald schlauchförmig, keulenförmig oder zugespitzt,

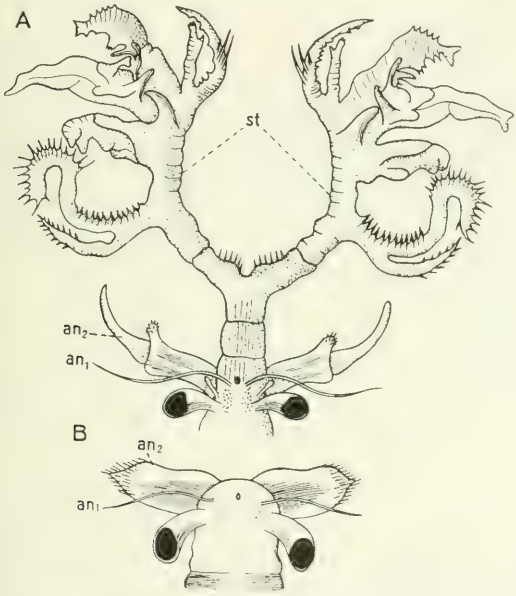


Fig. 330. Kopfpartie von Dendrocephalus cervicornis: A des Männchens, B des Weibchens. (Nach Daday de Dées[2].) $an_{1,2}$ die beiden Antennen, st Stirnfortsatz.

bald nackt und bald mit spitzen Dornen besetzt. Es vertreten diese merkwürdigen Anhänge, die mit ihren vielen Ästen ein ganz vortreffliches Haftorgan abgeben, zweifellos die bandförmigen Fortsätze, wie sie sonst dem Basalglied der zweiten Antenne verwandter Formen ansitzen. Über ihre unmittelbare Verwendungsart scheint nichts bekannt zu sein, den Weibchen fehlen sie durchaus (Fig. 330 B).

In diesen Zusammenhang dürfte vielleicht auch das sonderbare hakenförmige Organ gehören, welches die Männchen der Chimaeren auf ihrer Stirn tragen[71]. Dasselbe sitzt mit breiter Basis der Stirnhaut auf und endet in einer polsterförmigen, auf ihrer Unterseite mit feinen Zähnchen besetzten Platte.

Wie aus Narben hervorgeht, die man an befruchteten Weibchen gefunden hat und die ganz den Zähnchen dieses Stirnorgans entsprachen, wird das Organ an der Basis der weiblichen Rückenflosse eingesetzt, während im übrigen der männliche Körper den weiblichen in ganz der gleichen Weise umwindet, wie es von anderen Haien bekannt ist.

Bei vielen Milben treten neben den von ihnen bereits geschilderten Einrichtungen oder an deren Stelle Saugnäpfe am Körper als Haftapparate auf[72]. Sie sind durchaus Neubildungen, die nur am Körper der Männchen sich finden, hier in der hinteren Körperregion in einem Paar zu beiden Seiten der Afteröffnung liegen (Fig. 331 A). Durch Blutdruck werden sie vorgepreßt und tief in die Rückenhaut des Weibchens eingedrückt, wo sie sich dann während der Paarung fest ansaugen (vergl. Fig. 177, 178, S. 196). Der Saugnapf selbst wirkt derart, daß sich seine kuppenartig vorgewölbte Saugfläche zunächst der Unterlage anlegt, daß dann ein zentrales Muskelbündel auf diese Saugfläche einen Zug ausübt, sie nach innen zieht und so einen luftleeren Raum erzeugt. Ein starker Chitinring, der die Saugscheibe außen umzieht, sorgt durch festes Anpressen an die Unterlage für den peripheren Luftabschluß. Außer diesen echten Kopulationssaugnäpfen treten bei den Milben in sehr weiter Verbreitung noch andere saugnapfartige Bildungen auf, die in unmittelbarer Umgebung der Genitalregion liegen und gewöhnlich in beiden Geschlechtern entwickelt sind. Ihre Bedeutung ist zweifelhaft, man hat in ihnen wohl gar Tastorgane vermutet.

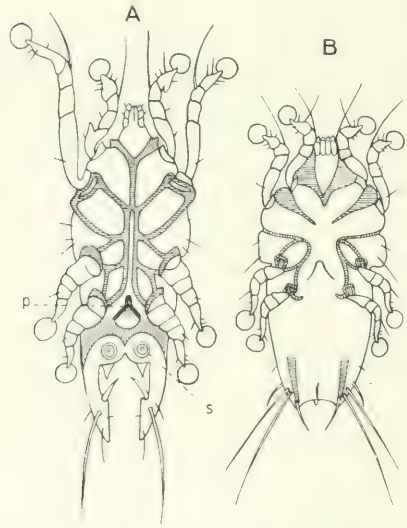


Fig. 331. Männchen (A) und Weibchen (B) von Freyana bihamata. (Nach Mégnin et Trouessart[72].) p Penis, s Kopulationssaugnapf.

An dieser Stelle wäre wohl auch der saugnapfartigen Bildung zu gedenken, welche an dem Flossenfuß der Heteropoden sich findet[73]. Sie tritt bei einzelnen dieser pelagischen Schnecken, bei Pterotrachea, nur im männlichen Geschlecht auf, kommt bei anderen, wie Atlanta und Carinaria, aber beiden Geschlechtern zu. Es ist zum wenigsten sehr wahrscheinlich, daß wir auch hier ein sexuelles Haftorgan vor uns haben, doch ist über seine Funktion, über seine etwaige Rolle bei der Begattung gar nichts bekannt.

Teile der Körperoberfläche können ganz unmittelbar dem Männchen dabei

helfen, einen festeren Halt am Körper des Weibchens zu gewinnen. Männliche Individuen solitärer Bienen (Osmia, Megachile, Anthidium) sind auf der Bauchfläche und an der Spitze des Hinterleibes mit den sonderbarsten Auswüchsen in Form von Zähnchen, Zacken oder Dornen ausgestattet, die nur diesen sexuellen Zwecken dienen können[74]. Die Haut männlicher Fische entwickelt zur Laichzeit eigenartige Rauhigkeiten, durch welche der Zusammenhalt der glatten schlüpfrigen Fischleiber sehr verstärkt wird. Diese Rauhigkeiten treten in verschiedenen Formen auf. Als sog. Kontaktorgane bei Fundulus-Arten[75]. Wir haben schon bei einer früheren Gelegenheit (S. 115) den Paarungsakt dieser Fische näher kennen gelernt, haben erfahren, wie sich das Männchen mit Leib und Flossen dicht an das Weibchen herandrängt, dasselbe förmlich umarmt (Fig. 91). Und die

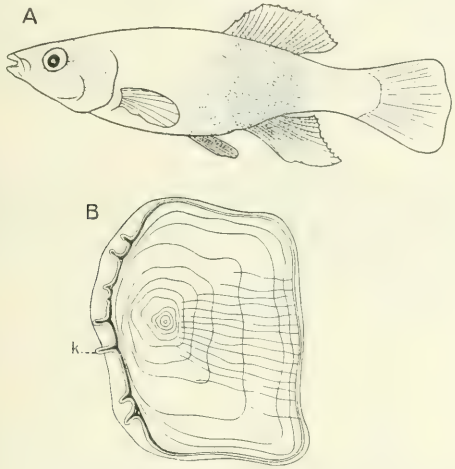


Fig. 332. Kontaktorgane von Fundulus heteroclitus: A ihre Verteilung am Körper des Männchens, B einzelne Schuppe als Träger von Kontaktorganen (k). (Nach Newman, 1907[75].)

so gegebenen Berührungsstellen, vor allem also Flossen und Seitenteile der hinteren Körperhälfte, erscheinen nun am männlichen Körper eigentümlich gerauht (Fig. 332 A). Die Flossen wie die vorragenden Schuppenränder sind besetzt von kleinen fingerförmigen Fortsätzen (Fig. 332 B), bestehend aus einer zentralen Achse von harter knochenartiger Beschaffenheit und einem weicheren Überzug von Lederhaut und Epidermis. Die Spitzen selbst stehen in einem Winkel von etwa 30° von ihrer Unterlage ab, ihre Gesamtheit bildet eine vortrefflich Widerstand bietende Reibfläche, die am stärksten gerade da entwickelt ist, wo der männliche Körper seinen stärksten Druck ausübt. Die gleichen Rauhigkeiten treten übrigens auch noch an Stirn- und Seitenflächen des Kopfes auf, es sind das die Stellen, mit welchen die Männchen beim Liebesspiel die Weibchen stoßend

bedrängen. Alle diese Bildungen zeigen sich ganz entsprechend ihrer Funktion nur während der Paarungszeit, wenige Wochen nachher sind sie wieder völlig verschwunden. Morphologisch anderer Art sind die physiologisch wohl gleichwertigen Perlorgane anderer Knochenfische[76]. Sie zeigen sich als kegelförmige Erhebungen, die in ihrer Größe von feinen Körnchen bis zu förmlichen Warzen, in ihrer Form von stumpfen Kegeln bis zu spitzen Dornen variieren und die von der Schnauzenspitze über Scheitel und Kiemendeckel, über die Flanken des Körpers bis zur Schwanzflosse sich erstrecken können. Besonders verbreitet sind sie in der Familie der Cyprinoiden, die Männchen vieler unserer Süßwasserfische, von Cyprinus carpio, Barbus fluviatilis, Abramis brama, Chondrostoma nasus, Leuciscus virgo, Leuciscus meidingeri, der wegen seiner besonders auffallenden spitzigen Hautauswüchse direkt als Perlfisch bezeichnet wird (Fig. 333), Phoxinus laevis, Gobio fluviatilis, sie alle sind zur Laichzeit Träger solcher Perlorgane. Es sind jetzt diese letzteren ihrer histologischen Struktur nach reine Epidermoidalgebilde, deren innerer, von rundlichen Epidermiszellen erfüllter

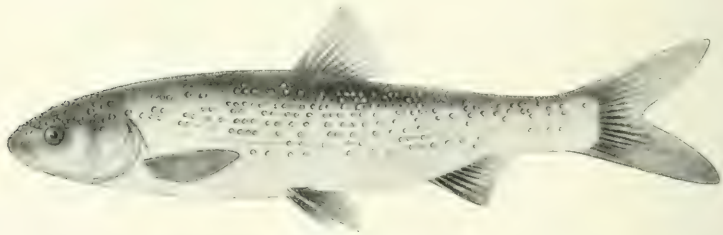


Fig. 333. Männchen des Perlfisches. Leuciscus meidingeri, im Paarungskleid. (Nach Grote, Vogt und Hofer[77].)

Kern einen starken Überzug verhornter Plattenzellen aufweist. Anfangs erscheinen sie weißlich, nehmen aber später beim Verhärten allmählich eine dunklere Färbung an. Nach Ablauf der Laichzeit lösen sie sich ab, doch markiert sich ihre Ansatzstelle noch längere Zeit nachher durch eine Narbe. Ihre Bedeutung ist ziemlich klar. Man hat sie wohl für Sinnesorgane erklärt, welche Gefühlsreize der Geschlechter vermitteln sollen, sie sind indessen zweifellos gleichfalls Kontaktorgane, wie aus Beobachtungen neuerer Zeit unmittelbar hervorgeht. Am klarsten läßt sich ihre Verwendung als Haftorgane vielleicht bei Semotilus atromaculatus dartun, dessen Geschlechter bei der Abgabe der Geschlechtsprodukte die eigenartige Stellung einnehmen, die oben bereits eingehend geschildert (S. 115) und auch abgebildet (Fig. 92) worden ist, und dessen Männchen nun genau an den Körperstellen, mit denen es den schlüpfrigen Leib des Weibchens umschließen muß, einen rauhen Überzug von feinkörnigen Perlorganen trägt.

Nun, in einem extremsten, nicht mehr zu überbietenden Maße wirkt dann endlich der Körper des Männchens in seiner Gesamtheit als Träger des Weibchens bei Bilharzia[78]. Wie wir bei einer früheren Gelegenheit (S. 62 und Fig. 55) schon

kennen lernten, ist hier der stark verbreiterte männliche Körper mit seinen Rändern ventralwärts eingerollt zur Bildung einer Hohlrinne. Diese Rinne dient zur Aufnahme des schlanken weiblichen Körpers. Indem ihre Ränder sich fest aufeinanderpressen, wird die Rinne zu einem Kanal, dem Canalis gynaecophorus, geschlossen und in ihm der weibliche Körper fest an den männlichen angedrückt. Eine sehr starke Entwicklung des Hautmuskelschlauches erleichtert dem Männchen diese Betätigung, ein das Innere des Canalis gynaecophorus auskleidender feiner Stachelbesatz erhöht die Haftwirkung. Der ganze Körper des Männchens ist zum sexuellen Greifapparat geworden, findet als solcher übrigens seine Vorstufe in verwandten Typen wie Bilharziella[79], wo nur der Hinterkörper des Männchens rinnenförmig nach der Bauchseite eingekrümmt erscheint.

12. Kapitel

Die spezifisch geschlechtlichen Reizorgane mechanischer Art und die Wollustorgane

Auftreten von Wollustgefühlen bei fast allen Tieren, ihr völliges Fehlen bei den Mantiden. Der Detumeszenztrieb, seine primäre Gleichwertigkeit für beide Geschlechter, seine Wandlung im weiblichen Geschlecht. Mechanische Reizvorrichtungen im Bereiche der männlichen Begattungsorgane. Künstliche Reizmechanismen der Naturvölker. Sexuelle Reizorgane außerhalb des Genitalbezirkes: Sporenbildungen bei Salamandern, Schildkröten, Monotremen, Stachelbildungen bei Turbellarien und Neomenien, Liebespfeil der pulmonaten Gehäuseschnecken. Entsprechende Einrichtungen des weiblichen Körpers. Wollust- und Schmerzgefühl, Sadismus und Masochismus. — Eigentliche Wollustorgane. Ihr Nachweis am Penis der Säugetiere und des Menschen, an der Clitoris der weiblichen Säuger. Periphere Wollustorgane bei Fröschen.

Mit der Ausübung der Begattung sind Lustgefühle verbunden, die man in ihrer Gesamtheit als Wollustgefühle zu bezeichnen pflegt. Ihr Bestehen können wir am tierischen Organismus nur erschließen, erschließen durch Analogieschluß aus den Erfahrungen vom menschlichen Geschlechtsleben, erschließen aber doch auch aus dem Benehmen der Tiere selbst. Seinen Höhepunkt erreicht jedes geschlechtliche Lustgefühl im Augenblick der Entleerung der Geschlechtsprodukte, krampfhaftes Erzittern des ganzen Körpers, Reflexbewegungen bestimmter Körperteile deuten diesen Höhepunkt äußerlich an. Das bleibt sich ziemlich gleich, ob es sich um einen tiefstehenden Wurm oder um ein hochstehendes Säugetier handelt, ob der Organismus zwittrig oder getrenntgeschlechtlich ist. Bei dem zwittrigen Trematoden Polystomum integerrimum erfolgt die Samenabgabe unter ständigen kurzen rüttelnden Bewegungen des Körpers[1], bei einem niederen Krebstier, dem Apus cancriformis, ist jeder Samenerguß von einem krampfhaften Zusammenziehen begleitet[2]. Zuckende Bewegungen erschüttern den Körper der männlichen Wassersalamander beim Absetzen der Spermatophore[3], krampfhaftes Erzittern begleitet die jedesmalige Spermaabgabe bei Xenopus laevis, dem Spornfrosch[4], es bewegt im Augenblick der Ejakulation das Männchen von Iguana rhythmisch den Kopf von rechts nach links[5]. Krampfhafte Senkungen des Schwanzes kennzeichnen beim Hengste den Eintritt des Samenergusses[6], förmliche Kollapserscheinungen lassen den Körper männlicher Nagetiere (Kaninchen, Ratten, Mäuse) während der Eja-

kulation vom weiblichen Körper seitwärts abgleiten und kurze Zeit wie erstarrt liegen bleiben[7].

Immerhin hat der Grad der psychischen Inanspruchnahme durch den Begattungsakt seine Abstufungen. Niedersten Tiefstand einer solchen kennzeichnet wohl zweifellos das Gebahren der Gottesanbeterinnen, der Mantiden[8]. Weder vor noch während der Begattung fühlt sich das hier stets stärkere Weibchen im geringsten behindert, das Männchen aufzufressen oder wenigstens anzufressen. Mitten in der Kopula sah man ein Weibchen von Stagmomantis carolina sein mit ihm verbundenes Männchen vom Kopf her aufzehren. Noch merkwürdiger ist aber, daß der männliche Organismus davon gar nicht allzusehr irritiert zu werden scheint, auf alle Fälle den Paarungsakt trotz dieser Verstümmelungen bis zu Ende durchführt. Ja, man hat von der gleichen Spezies beobachtet, wie ein Männchen, dem von dem Weibchen der ganze Kopf, ein Teil des Thorax und die Vorderbeine aufgezehrt wurden, wie dieses Männchen trotz dem allem hartnäckig die Versuche wiederholte, zur Paarung zu gelangen, und es schließlich sogar durchsetzte, um dann hinterher vollständig aufgefressen zu werden. Und solche Fälle stehen keineswegs vereinzelt da.

Die Lustgefühle drängen primär hin zur Entleerung der Geschlechtsprodukte, sie machen den Inhalt dessen aus, was man als Detumeszenztrieb bezeichnet hat[9], als ersten wesentlichen Komponenten des gesamten Geschlechtstriebes. Die Abgabe der Geschlechtsprodukte hat ein völliges Nachlassen der gesamten somatisch und psychisch aufgewendeten Kräfte zur Folge, ein Abschwellen, eben die Erfüllung des Detumeszenztriebes. Das gilt in genau gleichem Grade für beide Geschlechter überall da, wo eine gleichzeitige Abgabe der Geschlechtsprodukte statthat, also für die Geschlechter zahlreicher Coelenteraten, Würmer, Echinodermen, vieler Knochenfische und Frösche, mancher Mollusken, worüber ja die Ausführungen des sechsten Kapitels den genauesten Aufschluß geben. Da sind dann auch genau entsprechende Äußerungen direkter Erregung bei beiden Geschlechtern festzustellen, am deutlichsten vielleicht bei Knochenfischen, wo das Weibchen beim Ausstoßen der Eier in ganz ähnliche zitternde Bewegungen des ganzen Körpers verfällt, wie sie den männlichen Körper bei der Ejakulation des Samens erschüttern[10]. Wenn es dann freilich zur wirklichen Begattung kommt, zur körperlichen Vereinigung der Geschlechter und einer Übertragung des männlichen Samens in den weiblichen Körper, dann bleibt nur für das männliche Geschlecht der Trieb in seinen ursprünglichen Zusammenhängen gewahrt, im weiblichen Geschlecht dagegen erfahren die drängenden Lustgefühle in ihren Zielen eine Abänderung, sie zielen lediglich ab auf eine Empfängnis, finden ihr Genüge im einfacheren Falle — man denke etwa an die Wassersalamander — in einer bloßen Aufnahme des Samens, erfordern aber weiterhin eine unmittelbare Berührung oder Vereinigung des weiblichen Körpers mit Teilen des männlichen Genitalkomplexes und die damit verbundene Samenempfängnis. Die Abgabe der eigenen weiblichen Geschlechtsprodukte hat mit dem Trieb und seiner Befriedigung nichts mehr zu tun.

Je stärker die Lustgefühle die Geschlechter erfüllen, um so energischer

wird die Intensität der Vereinigung sein, um so eher und sicherer verwirklicht sich deren Sinn, die Samenzelle in Kontakt mit der Eizelle zu bringen. Es ist daher leicht verständlich, daß vielfach besondere Vorrichtungen getroffen sind, um diese geschlechtlichen Lustgefühle durch Reizwirkung zu erhöhen, daß besondere sexuelle Reizorgane auftreten. Geschlechtliche Vereinigung ist durchaus gebunden an körperliche Berührung, die Form des Reizes ist also naturgemäß die des mechanischen Reizes. Ausgeübt wird ein solcher überall ganz zweifellos schon durch die Einführung des männlichen Begattungsgliedes, durch die mehr oder weniger enge Berührung der beiderseitigen Genitalien. Der Grad dieser Berührung ist bedeutsam für die Höhe der erregten Gefühle und so zielen besondere Einrichtungen zunächst darauf hin, die Intensität dieser Berührung zu steigern. Es geschieht das einmal durch Friktionsbewegungen, wie sie wohl am ausgeprägtesten viele Säugetiere zeigen, es geschieht das durch zunehmende Volumvergrößerung des männlichen Begattungsgliedes nach seiner Einführung in die weiblichen Geschlechtswege, durch den auf letztere dadurch ausgeübten starken Druck. Beispiele dafür lassen sich aus den verschiedensten Tierklassen gewinnen. Erinnert sei an den Verlauf der Paarung bei der Weinbergschnecke (vergl. S. 99 und 188) unter den Mollusken, bei den Käfern (vergl. S. 212 und 266) unter den Insekten, beim Pferde unter den Säugetieren. Ganz allgemein wird bei letzteren der Höhepunkt der Erektion des männlichen Gliedes erst nach vollzogener Einführung in die weibliche Vagina erreicht, man vergleiche daraufhin nur den Zustand des Begattungsgliedes eines Hengstes unmittelbar vor der Einführung (Fig. 246, S. 255) mit der Form desselben nach eben vollzogener Ejakulation (Fig. 232, S. 242). Die vorher nur wenig durch ihren vorstehenden Rand vom Penisschaft sich absetzende Eichel ist nunmehr zu einem fast tellerförmigen Gebilde von stark vergrößertem Durchmesser geworden. Für diese Volumvergrößerung sorgen zuweilen sogar besondere Anhänge, so beim Nashorn die mächtigen, früher (S. 241, Fig. 233) bereits beschriebenen Seitenlappen der Eichel, so bei einem Zahnwal, Platanista gangetica, ventrale Lappen des Penisschaftes, die von Ausläufern der Schwellkörper durchzogen sind[11].

Die Intensität des Berührungsgefühles muß eine sehr bedeutende Steigerung erfahren durch verstärkten Reibungswiderstand. Wieder sind es zunächst Vorrichtungen am männlichen Begattungsorgan, welche einen solchen schaffen. Der Eichelrand mancher katarhinen Affen, von Pavianen, Makaken, kann durch Einkerbungen förmlich gelappt erscheinen[12], die eben besprochene Eichel des Hengstes ist an ihrem vorstehenden Rande mit papillenartigen Vorwölbungen besetzt[13]. Solche Papillen können weiterhin verhornen und schließlich gar zu spitzen Zähnchen werden. Die Oberfläche der Eichel des Orang-Utan ist überzogen von zahlreichen Querleisten (Fig. 231 B, S. 241), deren freie, nach hinten gerichtete Ränder in stark verhornten Spitzen auslaufen, so daß das Ganze in seiner Wirkung einem Reibeisen zu vergleichen ist[14]. Bei zahlreichen anderen Säugetieren ist es dann schließlich zu einem förmlichen Stachelbesatz des männlichen Gliedes gekommen. Die Eichel des Katers ist über und über von rückwärts gerichteten scharfen Hornstacheln bedeckt, die bei der Erektion sich auf-

richten (Fig. 242, S. 251)[15], wobei jedoch hinzugefügt sei, daß der Eichel vieler wilden Katzenarten, darunter auch des Löwen und des Tigers, solche Stachelbildungen völlig abgehen[16]. Sie finden sich dann wieder auf der Eichel des Schnabeltieres[17] (Fig. 230A, S. 240), auf der Eichel zahlreicher Beuteltiere[18] (Phascolomys, Phalangista, Phascolarctus), auf der Eichel von Insektenfressern[19] (Maulwurf, Myogale), von Fledermäusen[20] (Rhinolophus), von Zibethkatzen[21] (Viverra hermaphrodita), von Halbaffen[22] (Galago, Microcebus, Otoclinus, Fig. 334) und endlich von Nagetieren[23]. Bei letzteren erreicht die Stachelbewaffnung des Penis wohl den Höhepunkt ihrer Entwicklung. Wir hatten oben bereits die eigenartigen Greifhaken an der Eichel dieser Tiere kennen gelernt, dazu treten nun noch Zähnchen, Schuppen, Kammleisten, Sägeplatten, kurz es kommt ein Friktionsapparat zustande, wie er voll-

Fig. 334. Penis eines Halbaffen (Otoclinus elegantulus). (Nach Kaudern[22].)

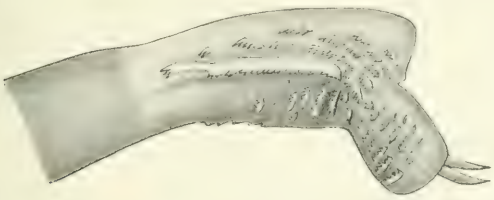


Fig. 335. Seitenansicht der Eichel eines Meerschweinchens. (Nach Buschke[23].)

kommener kaum gedacht werden kann. Der früher bereits gegebenen bildlichen Darstellung des Penis von Coelogenys (Fig. 284, S. 297) füge ich noch eine solche der Eichel des Meerschweinchens bei (Fig. 335). Es braucht freilich nicht stets die Stachelbewaffnung so ungeheuerlich stark zu sein, vielfach, so bei Mus, Arvicola, Cricetus, handelt es sich nur um einen einfachen Besatz mit kleinen, nach rückwärts gewendeten Hornhäkchen.

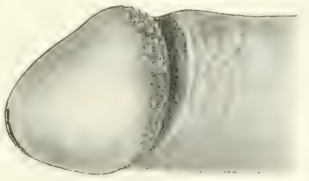


Fig. 336. Seitenansicht eines menschlichen Begattungsgliedes mit papillentragendem Eichelrand. (Nach Buschke[23].)

Auch am männlichen Begattungsglied des Menschen lassen sich Spuren solcher Reizvorrichtungen noch nachweisen[24]. Bei menschlichen Föten im Alter von drei bis vier Monaten tritt ein wahrhafter Kranz von Hautstacheln am Eichelrande auf und selbst bei erwachsenen Männern kann, besonders in dem geschlechtskräftigsten Alter von zwanzig bis vierzig Jahren, an

eben dieser Stelle noch ein förmlicher Besatz von mehreren Reihen stecknadelkopfgroßer Papillen entwickelt sein (Fig. 336), die aber freilich keinen besonderen Hornbelag mehr aufweisen, sondern von normaler Epidermis überzogen sind. Die Deutung dieser Papillen als ursprünglicher Reiborgane ist kaum anzuzweifeln, man vergleiche nur damit etwa die entsprechenden Verhältnisse, wie sie am Penis eines Halbaffen, des Lemur macaco (Fig. 337), beobachtet worden sind.

Fig. 337. Penis von Lemur macaco. (Nach Friedenthal[24].)

Es können übrigens solche Reizorgane am Penis der Säugetiere noch auf einer ganz anderen morphologischen Grundlage sich ausbilden, nämlich unter Vermittelung des Penisknochens. Zunächst drängt sich derselbe bei der Schwellung der Eichel so stark gegen deren vordere Spitze vor, daß sich auf diese selbst die Härte des Knochenstabes überträgt, so bei Fledermäusen (Nycteris), so vor allem bei Nagetieren[25]. Es kann gar bei einzelnen dieser letzteren, beim Eichhörnchen und beim Ziesel, zu einer wirklichen Durchbrechung der äußeren Peniswand kommen. Ein vor der Spitze des Penisknochens sich abzweigender, ventralwärts gerichteter Dorn ist zwar zumeist noch von einer dünnen verhornten Epitheldecke überzogen anzutreffen, ragt aber zur Brunstzeit völlig frei als spitziger Haken aus der Haut der Eichel vor (Fig. 338) und muß dann eine dem Stachelbesatz vergleichbare Wirkung ausüben, zumal dieser Besatz den beiden genannten Formen völlig fehlt.

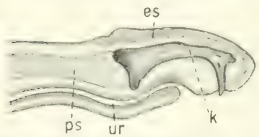


Fig. 338. Längsschnitt durch das Penisende des Ziesels, Spermophilus citillus. (Nach Gilbert[26].) es Spitzenschwellkörper, k Penisknochen, ps Stammschwellkörper, ur Harnröhre.

Den Hornzähnchen des Begattungsgliedes der Säugetiere ähnliche Bildungen sind fernerhin bei Sauropsiden nachweisbar. Der spiralig verlaufende Rinnenwulst des Entenpenis[26] ist überzogen von scharfen Hornleisten, die seine Oberfläche beim Anfühlen hart und rauh erscheinen lassen (Fig. 223, S. 231), ähnliches läßt sich an den Begattungsgliedern der Eidechsen nachweisen und führt endlich bei den Schlangen[27] wiederum zur Ausbildung von Stacheln (Fig. 339 und Fig. 220, S. 227). Aber diese Stacheln, welche die Begattungsorgane förmlich von scharfen Spitzen starren machen, sind hier keine Horngebilde, sondern Produkte der Lederhaut. Ihr Kern besteht aus einer faserknorpeligen, mit Kalksalzen reichlich imprägnierten Masse, die wohl zunächst noch von verhornten Epidermiszellen überzogen sein kann, aber schließlich, wenn diese dünnen Hornlagen absplittern, frei vorragende Kalkstacheln entstehen läßt.

Zahlreich sind unter den wirbellosen Tieren die Fälle, wo die männlichen Begattungsglieder mit Stacheln und Widerhaken der mannigfachsten Art besetzt sind. Ich erinnere an die bereits in früheren Kapiteln von Schnecken (besonders Opisthobranchiern) und Insekten (besonders Käfern und Schmetterlingen) gegebenen Darstellungen. Ich füge hinzu, wie ein ausgesprochenes stilettartiges

Reizorgan an der Penisspitze zahlreicher Arten der Wasserschnecke Planorbis gelegen ist[28], wie bei der Spinnenordnung der Phalangiden, deren hochkompliziertes männliches Begattungsorgan wir bei einer früheren Gelegenheit (vergl. S. 197) schon kennen gelernt haben, wie da an der Spitze eben dieses Begattungsgliedes Stacheln, Dornen oder sonstige Fortsätze auftreten können (Fig. 340), die kaum anders denn als Reizorgane zu deuten sind[29]. Ich füge hinzu, wie dann in noch weiterer Verbreitung und noch größerer Mannigfaltigkeit solche Bildungen an den Penisorganen der Strudelwürmer nachweisbar sind[30]. Neben einem mäßigen Stachelbesatz, wie wir ihn von einem Beispiel (Fig. 281A, S. 295) schon kennen, treffen wir da Penisformen an, die eigentlich nur noch aus einem starrenden Büschel spitzer Stacheln bestehen (Fig. 341 A) oder die gar zu einer festen Röhre aus chitinartiger Substanz geworden sind, deren schneidende Schärfe, verursacht durch eine starke Spiralleiste, durch feine Endspitzen wahrlich kaum noch zu überbieten ist (Fig. 341 B). In anderen Fällen sind diese Stacheln ersetzt durch Hartgebilde anderer Art, so bei Planaria armata und Sorocelis pardalina aus dem Baikalsee durch platten- oder prismenförmige Kristalloide von Proteinsubstanzen, die in die Zellen des äußeren Penisepithels eingelagert sind[31]. Ähnliches zeigt eine Lungenschnecke, Oncidiella, in deren Peniswandung Massen von Kalkkonkretionen eingestreut sind, die nach außen als spitze Zähnchen vorragend durchaus die Funktion von Reizorganen zu übernehmen befähigt sind[32].

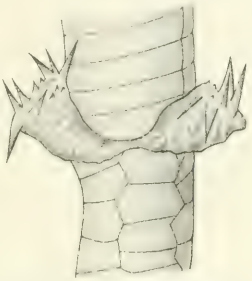


Fig. 339. Halb ausgestülpte Begattungsglieder von Vipera berus. (Nach Leydig[27].)

Alle diese Feststellungen berühren Tatsachen, die mit denen des vorigen Kapitels da, wo von Haftvorrichtungen im Bereiche des männlichen Begattungsgliedes gesprochen wurde, außerordentlich weitgehend übereinstimmen, ja fast identisch sind. Es ist nun in der Tat sehr schwierig, eine reinliche Scheidung zwischen Haft- und Reizorganen durchzuführen, weil eben beide Funktionen, die der Haftung und der Reizung, nicht selten gleichzeitig dem nämlichen morphologischen Gebilde zukommen werden. Ein Stachel, ein Widerhaken, der sich im Bereiche der weiblichen Genitalwege verfängt, er muß naturgemäß einen verstärkten Reiz auf deren Wandung ausüben, wie ja schließlich von dem ganzen Begattungsglied in allen seinen Teilen — nicht zum wenigsten wäre hier auch an die Mixipodien zu denken —, soweit sie eben mit dem weiblichen Organismus in engere Berührung kommen, ein solcher Reiz hervorgerufen werden muß. Und eine Vorrichtung, die einem Berührungsreize dient, sie muß zugleich auch

Fig. 340. Spitze des Penis von Ischyropsalis dispar, einem Phalangiden. (Nach Hansen and Sörensen[29].)

Haftorgan sein, ein Haftorgan, dessen Wirkung in genauestem Verhältnis zur Intensität des Berührungsgrades stehen muß. Wenn hier eine Trennung vorgenommen wurde, so muß sie als Versuch angesehen werden, die betreffenden Bildungen in ihrer vorzüglichsten Funktion zu erfassen und sie dann in die naturgemäßesten Zusammenhänge einzuordnen.

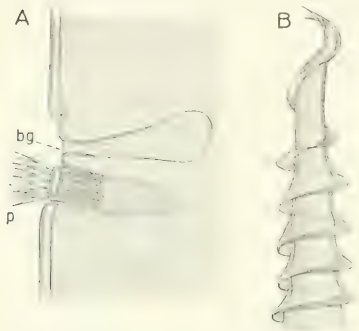


Fig. 341. Penisformen zweier Turbellarien: A von Vortex graffii (nach Fuhrmann[30]), B von Pseudorhynchus bifidus (nach von Graff[30]). bg weibliche Begattungstasche, p Penis.

Daß alle diese Bildungen nun wirklich einen sexuellen Reiz ausüben, dazu sei mir noch eine Beweisführung aus der Sexualpsychologie des Menschen gestattet. Beim Menschen wirkt ja, ganz so wie bei den meisten Säugetieren, das starre feste Begattungsglied mit seiner aufgetriebenen Eichel schon für sich als wollustförderndes Reizorgan[33]. Aber nicht immer genügt das. Ich will hier nicht reden von den mannigfachen Vorrichtungen, welche als Produkte überfeinerter dekadenter Kultur ersonnen worden sind, ich will hier von allgemein üblichen Gebräuchen primitiver Naturvölker sprechen[34]. Da ist es bei den Dajaks von Borneo und bei den Bewohnern von Nordcelebes Gebrauch, daß die Männer ihre Eichel oberhalb der Harnröhre quer durchbohren und in den derart künstlich hervorgerufenen Querkanal vor dem Beischlaf ein metallenes Stäbchen einführen, das an beiden Enden eine Kugel trägt, von denen die eine zur Einführung des Stäbchens abnehmbar ist (Fig. 342). Der Apparat heißt auf Borneo Ampallang, auf Celebes Kampiong, und sein Gebrauch ist so allgemein, seine Wirkung so geschätzt, daß die Dajakfrauen direkt ein Recht darauf haben, vom Manne das Anlegen dieses Apparates zu fordern. Seine Weigerung ist ein Scheidungsgrund. Damit nicht genug. Auf Celebes wird die Reizwirkung des Kambiong dadurch weiter unterstützt, daß um den Eichelrand noch dazu die Lidränder eines Bockes samt den Lidborsten gebunden werden (Fig. 342), welches Mittel auf Java durch Streifen von Ziegenfell ersetzt wird. Ähnlicher Vorrichtungen scheinen sich die Araukaner Südamerikas zu bedienen, sie wenden an der gleichen Stelle kleine Bürstchen aus Pferdehaaren, die sogenannten Geskel, an. Am ungeheuerlichsten

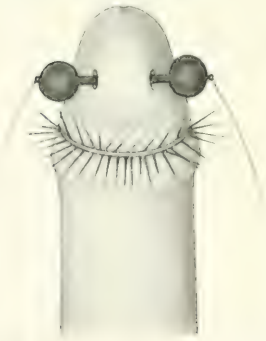


Fig. 342. Penis eines Eingeborenen von Celebes mit Kambiong und Borstenring. (Nach v. Miklucho-Maclay.)

verfahren in der Korrektur der Natur aber wohl die Battaker Sumatras. Sie führen durch besondere Einschnitte Fremdkörper unter die Haut des Penis ein und lassen dieselben einheilen. Diese Fremdkörper bestehen aus marmorähnlichen Steinstückchen, aus Silber- oder Goldklümpchen, aus Bruchstücken von Elfenbein oder Muschelschalen. Es erübrigt sich wohl, des näheren noch Vergleiche mit den oben besprochenen Reizorganen zu ziehen, sie ergeben sich ja ganz unmittelbar. Nur das sei noch gesagt, daß die Natur selbst auch hier in konsequenter Durchführung ihrer Mittel unübertroffen dasteht.

Wie die Greifapparate aus dem Bereich der unmittelbarsten Genitalsphäre herausrücken und auf den Körper selbst übertreten können, so auch die Reizorgane. Damit verschiebt sich zugleich ihre Aufgabe. Sie betätigen sich nicht mehr ganz unmittelbar während des Paarungsaktes, dienen also nicht mehr zur Förderung des spezifischen Wollustgefühls der geschlechtlichen Vereinigung selbst; ihre Aufgabe ist nunmehr, auf den vorausgehenden Wunsch und Drang zu dieser Vereinigung eine erregende, eine stimulierende Wirkung auszuüben. Sie leiten uns damit über zu den Erscheinungen, welche den Inhalt der folgenden Kapitel bilden werden.

Bei einzelnen Wassersalamandern der Gattung Euproctus[35] benutzen die Männchen die Zehen ihrer Hinterfüße, um den Weibchen, die sie vor der Spermatophorenabgabe umschlungen halten, Schwanzwurzel und Kloakenwand in lebhaftem Spiel zu reiben. Bei Euproctus rusconii hat diese Betätigung ein besonderes Organ gefunden in einem Sporn, der in der Fersengegend sich erhebt und einem knorpeligen Aufsatz des Processus styloideus der Fibula seine Entstehung verdankt. Mit ihm soll das Männchen vor allem auch seinen eigenen Kloakenkegel bearbeiten und zur Abgabe des Spermas reizen. Von Schildkröten ist ähnliches bekannt[36]. Bei Testudo graeca übt das Männchen auf die Kloakengegend des von ihm umfangenen Weibchens einen Reiz durch stoßende Bewegungen des eingebogenen Dorns seiner Schwanzspitze aus und bringt es so schließlich zur Paarungsbereitschaft. Und die Männchen der südafrikanischen Schildkrötengattung Homopus tragen auf der Hinterseite ihrer Schenkel wiederum einen kegelförmigen knöchernen Höcker, über dessen Verwendung freilich nichts bekannt zu sein scheint. In diesen Zusammenhang eingereiht werden muß wohl auch die Sporenbildung, wie sie die Männchen von Ornithorhynchus und Echidna an ihren Hinterbeinen aufweisen[37]. Am Aufbau des kegelförmigen, leicht gekrümmten Sporns dieser niedersten Säugetiere lassen sich zwei Bestandteile unterscheiden, ein innerer, dem Tibiale aufsitzender Knochenkern und ein äußerer Hornbelag. Ersterer ist in seiner zentralen Achse von einem Kanal

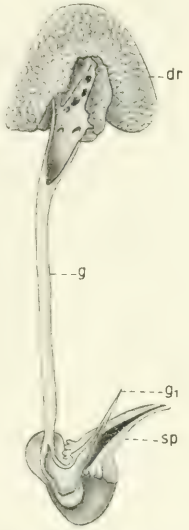


Fig. 343. Sporn und Cruraldrüse des männlichen Schnabeltieres, Ornithorhynchus paradoxus. (Nach Meckel[37].) dr Cruraldrüse, g deren Ausführgang und g_1 dessen Mündung, sp Sporn.

durchbohrt und dieser Kanal dient zur Aufnahme des Ausführganges einer Drüse, die bei Ornithorhynchus dorsalwärts vom Acetabulum zu beiden Seiten der Wirbelsäule, bei Echidna in der Kniekehle liegt. Der Ausführgang selbst verläuft zunächst längs des Ober- und Unterschenkels, tritt dann in den Sporenkanal ein und mündet schließlich auf der Spitze des Dorns nach außen (Fig. 343). Über die Bedeutung dieses Organs ist bis jetzt volle Klarheit nicht gewonnen. Man hielt den Sporn wohl gelegentlich ganz unmittelbar für eine Waffe, zumal das Sekret seiner Drüse auf kleinere Säugetiere, wie etwa Kaninchen, tötlich wirkt, und doch hat man nie den geringsten Versuch einer solchen Verwendung beobachten können. Daß der Sporn im Dienste des Geschlechtslebens steht, ist kaum zu bezweifeln, dafür spricht zunächst sein auf das männliche Geschlecht beschränktes Vorkommen, dafür spricht weiter das jahreszeitliche An- und Abschwellen der Drüse. Als sexuelles Erregungsorgan könnte der Sporn zunächst durch mechanischen Reiz wirken, in dem Sinne der hier erörterten Zusammenhänge, er könnte aber zugleich auch noch durch Verbreitung von Riechstoffen des Sekretes seiner Drüse ein Anlockungs- und Erregungsorgan entfernteren Grades sein.

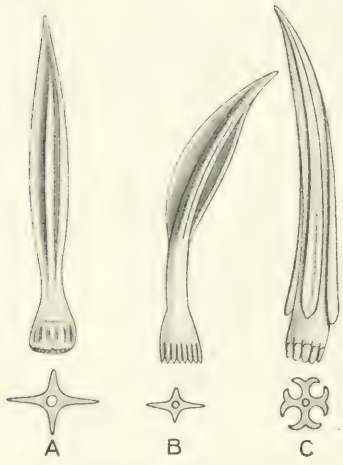


Fig. 344. Verschiedene Formen des Liebespfeils der Helieiden: A von Helix nemoralis, B von Tacheocampylaea raspailii, C von Archelix punctata. (A nach Lang[10], B und C aus Simroth[10].)

Stachelartige Reizorgane spielen dann eine nicht geringe Rolle im Geschlechtsleben zwittriger Organismen. Als sexuelle Reizorgane hat man gedeutet die schlanken Chitinstacheln, die bei einem acoelen Strudelwurm, bei Anaperus gardineri, auf der Bauchfläche die Umgebung der Kopulationsorgane umstellen[38], als solche glaubt man die Kalkstacheln der niederen Molluskengruppe der Neomenien ansprechen zu dürfen, die gleichfalls im Mündungsbereich des Genitalapparates sich finden[39], solche sind ganz zweifellos die dolchartigen Kalkgebilde zahlreicher pulmonater Gehäuseschnecken, die man direkt mit dem unzweideutigen Namen der Liebespfeile belegt hat[40]. Im Ruhezustand liegen diese im Inneren des Körpers, eingeschlossen in einen muskulösen Blindsack, den Liebespfeilsack, der als Anhang der weiblichen Genitalwege, der Vagina, erscheint (vergl. Fig. 66, S. 80). Ihre Entstehung verdanken die Liebespfeile einer sekretorischen Tätigkeit der Wände des Pfeilsackes, ihre Substanz bildet im wesentlichen kohlensaurer Kalk, ihre Form ist zumeist die eines spitzen vierkantigen, einem krönchenartigen Basalteil aufsitzenden Dolches (Fig. 344). In Gebrauch treten sie beim Vorspiel der Begattung. Unter ruckartiger Vorstülpung des Ge-

schlechtsatriums gelangt zunächst der Pfeilsack an die Körperoberfläche, ein gewaltsamer Druck der muskulösen Wand des Pfeilsackes schleudert den Liebespfeil selbst vor und stößt ihn in die Körperwand des Partners hinein (Fig. 345). Der Liebespfeil bricht dabei ab, geht also seinem ursprünglichen Träger verloren, wird aber nach verhältnismäßig kurzer Zeit durch eine Neubildung innerhalb des Pfeilsackes wieder ersetzt. Seine Abgabe erfolgt entweder nur einseitig von einem der Partner, so ist es bei der Weinbergschnecke, oder beide Schnecken versenden ihn gleichzeitig, so bei Helix nemoralis. Die Folge dieser Aktivität ist in allen Fällen eine gesteigerte geschlechtliche Erregung des getroffenen Partners, wir haben hier ganz unzweifelhaft spezifische sexuelle Reizorgane vor uns. Ihre Verbreitung unter den Gehäuseschnecken ist sehr allgemein. Sie können sogar in der Mehrzahl auftreten, Diplotoxon besitzt ein Paar von Liebespfeilen, Polytoxon gar zehn oder noch mehr Paare. Auch die Zahl der Pfeilsäcke

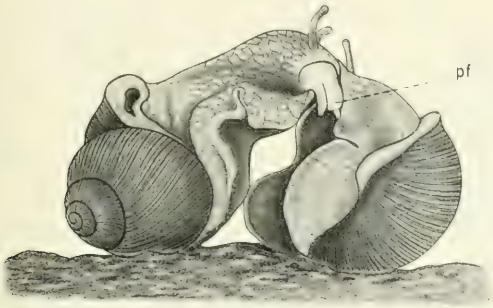


Fig. 345. Ein Pärchen der Weinbergschnecke im Augenblick des Ausstoßens eines Liebespfeils. (Nach MEISENHEIMER[40].) pf Liebespfeilsack mit ansitzendem Liebespfeil.

kann sich vermehren auf zwei, auf drei (bei der japanischen Helicide Trishoplites) und selbst noch mehr.

Es sind diese verkalkten Liebespfeile aber nicht die einzigen Reizorgane, die wir bei Lungenschnecken antreffen. Andere stehen in engerem Zusammenhange mit dem männlichen Begattungsglied, sie erscheinen als knorpelartige Papillen (Zonites)[41] oder als Chitinstacheln (Oncidium)[42] und weisen dann stets eine Verbindung mit Drüsenschläuchen auf, von deren Ausführgang sie durchbohrt werden. Wieder anderer Art sind die eigenartigen Reizkörper gewisser Nacktschnecken. Über ihre Verwendung ist genaueres bekannt von Agriolimax agrestis[43]. Während beide Schnecken im Begattungsvorspiel sich im Kreise umeinander bewegen, werden schlauchförmige, konisch zugespitzte Anhänge der Peniswand, eben die Reizkörper, ausgestülpt und in ständigem Spiel über den Rücken des Partners hin bewegt (Fig. 346), bis dann schließlich unter Entfaltung der eigentlichen Begattungsglieder die Paarung selbst erfolgt. Die Reizkörper

werden nun in ihrer Tätigkeit völlig ausgeschaltet, sie starren dabei senkrecht nach oben in die Luft. Sie sind nichts anderes als hohle Ausstülpungen der Wand des Penis, ihr Inneres ist von verflochtenen Muskelfasern erfüllt, eindringende Hämolymphe läßt sie vortreten und anschwellen.

Was wir sonst noch von mechanischen Reizorganen kennen, ist nicht allzuviel und zudem in seiner Deutung keineswegs völlig geklärt. Als solche gelten etwa die geißelartigen Anhänge, die an den Gonopodien der Juliden auftreten[44], als solche dürfen vielleicht die merkwürdigen teils knorpeligen, teils verkalkten Sägeplatten in Anspruch genommen werden, die bei männlichen Chimaeren vor der Bauchflosse in einer vom Integument gebildeten Tasche liegen und aus derselben vorgestreckt werden können (vergl. Fig. 150, S. 174)[45].

Alle diese Reizorgane sind dem männlichen Organismus zugeteilt, soweit nicht zwittrige Organismen ihre Träger sind. Das männliche Geschlecht erweist sich also auch hierin, wie in fast allen Phasen des Begattungsaktes als das aktivere Element. Am weiblichen Organismus finden sich höchstens zuweilen Vorrichtungen, welche die vom Männchen ausgeübte Tätigkeit in ihrer gewollten Wirkung unterstützen. So beispielsweise dann, wenn bei Säugetieren die Berührungsintensität der vereinigten Kopulationsorgane dadurch von seiten des weiblichen Partners gefördert wird, daß Eingang und Wände des empfangenden Begattungskanals, vor allem also des Vestibulums (vergl. S. 273ff.), durch Schwellgewebe enger und widerstandskräftiger gemacht werden. Dazu treten können noch faltenartige Vorsprünge der Vaginalwand, wie beispielsweise beim menschlichen Weibe, wo sie die sog. Columnae rugarum bilden und als solche zweifellos einen Reibungswiderstand für den eingeführten Penis darstellen. Aber die Rolle des Weibchens kann hier und da wirkliche Aktivität bedeuten. Eines der hier zu nennenden seltenen Beispiele betrifft eine Gattung der Pseudoskorpione, deren seltsame Begattungsformen wir früher schon kennen gelernt haben (vergl. S. 127). Bei einzelnen Chernes-Arten geht eine gewisse Initiative vom Weibchen insofern aus, als es mit den Klauen des vorderen Fußes Umgebung und Eingang der männlichen Genitalöffnung so lange bearbeitet, bis das Männchen unter konvulsiven Bewegungen zum Absetzen eines Spermahäufchens gebracht ist, worauf des letzteren Aufnahme durch das Weibchen erfolgt[46]. Es dürften hier vielleicht auch die Liebespfeilbildungen der Schnecken nochmals genannt werden, insofern dieselben zwar wohl einem zwittrigen Organismus angehören, aber durchaus der spezifisch weiblichen Genitalsphäre desselben eingeordnet sind.

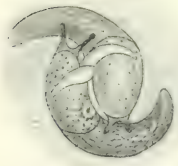


Fig. 346. Zwei im Liebesspiel begriffene Tiere von Agriolimax agrestis, mit vorgestülpten Reizkörpern. (Nach Simroth[43].)

Die aktive Erregung und Steigerung des sexuellen Lustgefühls verursacht häufig ganz unmittelbar das gegenteilige Gefühl eines Schmerzes. Man übersehe nur nochmals die im Vorstehenden geschilderten Werkzeuge, die Reihe der

spitzen Stacheln, Dornen und Haken, um das eigentlich als eine unausbleibliche Folge ihrer Tätigkeit zu erkennen. Tatsächliche Ausbrüche offensichtlichen Schmerzgefühls sind daher auch keineswegs selten zu beobachten. Das Weibchen unserer Hauskatze schreit gegen Ende der Paarung jämmerlich auf[47], die Weibchen der größeren Katzenarten suchen sich vielfach unter Fauchen und Brüllen des Männchens zu erwehren, wobei ihr Schmerz freilich in erster Linie dadurch verursacht zu werden scheint, daß sich das Männchen während der Paarung in der Schulter- oder Nackengegend des Weibchens festbeißt[48]. Außerordentlich heftig ist der Schmerz, den eine von einem Liebespfeil getroffene Schnecke empfinden muß[49]. Es ist eine beliebige Körperstelle, zumeist allerdings die Fußsohle oder deren Ränder, in deren Haut sich der spitzige Liebespfeil tief einbohrt, zuweilen unter Verursachung gar nicht ungefährlicher Verletzungen. Das getroffene Tier zuckt stark zusammen und zieht sich häufig völlig in die Schale zurück, bald aber ist der augenblickliche Schmerz überwunden und die geschlechtliche Erregung der getroffenen Schnecke ist beträchtlich gestiegen. Ihre fortgesetzt wiederholten Versuche, nunmehr die eigentliche Begattung herbeizuführen, sind dafür ein deutliches Zeichen. Schmerz- und Wollustgefühl schließen sich also keineswegs aus. Die Analyse ihres gegenseitigen Verhältnisses ist kaum bis jetzt der wissenschaftlichen Untersuchung zugänglich geworden, mit der einen Ausnahme des Menschen. In seiner Psychopathia sexualis[50] äußert sich dieser Zusammenhang zwischen Wollust- und Schmerzgefühl in den Erscheinungen des Sadismus und Masochismus, ersterer in aktiver Form in der Bereitung eines Schmerzes Lustgefühle empfindend, letzterer in passiver Form im Erleiden eines solchen sexuelle Erregung empfangend. Dem Sadismus Vergleichbares kennen wir im Tierreiche nicht, oder vielmehr, es bleibt uns verborgen, wie weit dem Träger der geschilderten Reizorgane deren Anwendung irgendwelche Lustgefühle bereitet. Man könnte das wohl erschließen aus dem Gebahren der zwittrigen Weinbergschnecken, deren Organismus das Ausstoßen des Liebespfeiles unter krampfhaftesten Körperbewegungen vollzieht und eine nachfolgende starke Erschlaffung zeigt, wie sie die Folge einer hohen Erregung zu sein pflegt[51]. Zum Masochismus bieten uns die in diesem Kapitel geschilderten Erscheinungen zahlreiche Parallelen, seine Kenntnis vermag das Verständnis für die Wirksamkeit aller jener merkwürdigen Werkzeuge zu fördern, wenn auch naturgemäß ein tiefergehender wissenschaftlicher Vergleich bei der Unzugänglichkeit der Empfindungsart tierischer Organismen kaum durchführbar ist.

Wir hätten endlich noch zu gedenken der reizaufnehmenden Organe, der Wollustorgane als Vermittler des von außen herantretenden mechanischen Reizes. Diese allein wollen wir hier als Wollustorgane bezeichnen, während man gewöhnlich nach dem Vorgange von Kobelt[33] auch die sexuellen Reizorgane als „Wollustorgane" aufführt und sie als transitive Wollustorgane den passiven Wollustorganen gegenüber stellt. Das eigentlichste Kennzeichen eines reizaufnehmenden Wollustorganes muß vor allem sein Besitz an Sinnesorganen sein. Von wirbellosen Tieren

wüßte ich keine Organe zu nennen, die bisher als spezifische Träger sexueller Lustgefühle analysiert wären, es mag hier wohl der allgemeine, vielleicht im Bereiche der Genitalregion verstärkte Tast- und Berührungssinn der äußeren Haut genügen. Das gleiche gilt für Fische und Amphibien, gilt noch für Reptilien und Vögel. Von Reptilien ist mir nur eine, in diesem Zusammenhang verwertbare Angabe bekannt, bei Krokodilen treten auf der Oberfläche des männlichen Begattungsorganes mehrere weiche, mit Tastorganen besetzte Hautpapillen auf, die wohl spezifische Wollustorgane darstellen[52]. Und bei den Vögeln zeichnet sich das Begattungsglied, soweit es überhaupt entwickelt ist, direkt durch das völlige Fehlen jeglicher Tastkörperchen aus. Nervenfaserendigungen, die auf erhöhten Stellen der Hornleisten des Entenpenis auftreten, sind wohl kein übermäßig wirksamer Ersatz von solchen[53].

Schärfer zu fassen ist der Begriff der Wollustorgane eigentlich nur bei den Säugetieren. Im männlichen Geschlecht ist Träger derselben vorzugsweise der Eichelabschnitt des Penis[54]. Die Eichel nimmt in erster Linie die Reize auf, welche von der engen Berührung mit den weiblichen Genitalwegen herstammen, sie ist dafür in besonderer Weise mit Nervenendapparaten ausgestattet, die man direkt als Genitalkörperchen oder Wollustkörperchen bezeichnet hat. Und die Empfindlichkeit des ganzen Apparates wird dadurch nicht wenig erhöht, daß die starke Schwellung der Eichel während der Erektion ihre Haut in einen hohen Spannungsgrad versetzt. Man hat sogar nachweisen können, daß besondere Stellen der Eichel in besonders hohem Maße auf mechanische Reize empfindlich sind und so im besonderen der Auslösung sexueller Empfindungen dienen. Für das menschliche Begattungsglied liegt diese Stelle am Eichelrand, wo sogar zuweilen deutlich sichtbare sensitive Papillen auftreten können, die aber nicht zu verwechseln sind mit den oben besprochenen Hautpapillen, denen Nervenendapparate stets durchaus fehlen. Auch auf dem Frenulum der Vorhaut ist die Tastempfindlichkeit eine hohe, wogegen im Bereiche der übrigen Penishaut die allgemeinen Hautsinne nicht allzustark ausgebildet sind. Für den Hundepenis liegt die besondere reizempfindliche, von sensitiven Papillen besetzte Stelle im Bereiche der bulbusartigen Eichelanschwellung, die davor gelegenen Teile sind dagegen ganz unempfindlich. Für andere Säugetiere mögen es wieder andere Stellen sein; bei Platanista gangetica, einem Zahnwal, beispielsweise sind die dem Penis ansitzenden Ventrallappen (vergl. S. 338) die Träger zahlreicher Wollustkörperchen[11].

Für den weiblichen Säugetierkörper ist das spezifische Wollustorgan die Clitoris, die den bezeichnenden deutschen Namen des Kitzlers trägt[55]. Die mit ihr in Verbindung stehende Schleimhaut ist wiederum von Wollustkörperchen erfüllt und wiederum ist es die Spannung dieser Schleimhaut, welche die Fähigkeit der Reizaufnahme sehr beträchtlich erhöht. Die Erektion der Clitoris dient wohl in allererster Linie dazu, eine solche Spannung herbeizuführen, sie ist überall leicht bei brünstigen Haustierweibchen festzustellen und läßt in einzelnen Fällen, wie bei der Stute, die Clitoris dann als einen weit vorragenden Körper erscheinen.

Das bisher Gesagte bezog sich allein auf die eigentlichste Genitalregion. Mechanische Reize sexueller Art treffen aber nun nicht nur diese Genitalregion, auch sonstige Körperstellen nehmen sie auf, wie wir ja eben erst erfuhren. Die allgemeinen Hautsinnesorgane sind dann in der Regel ihre Vermittler, immerhin können aber auch hier besondere Wollustorgane auftreten. Wir kennen solche von Amphibien. Eine starker sexueller Berührungsreiz muß zweifellos von dem männlichen Froschkörper auf den weiblichen bei der festen Paarungsumklammerung ausgeübt werden. Und nun zeigt der weibliche Körper einiger Frösche zur Paarungszeit eigenartige kleine Warzen von weißer oder blaßrötlicher Färbung, die wie ein körniger Hautausschlag sich über die Rumpfseitenteile, über die hintere Rückenfläche sowie über die Oberseite von Unterschenkel und Fuß erstrecken, also gerade über die Körperabschnitte, mit welchen der Körper des

Fig. 347. Vollreifes Männchen von Trichobatrachus (Astylosternus) robustus. (Nach Kükenthal[57].)

Männchens vorzugsweise in dauernder oder vorübergehender streichelnder Berührung steht. Diese Warzen — Brunstwarzen hat man sie genannt — sind zweifellos Sinnesorgane. Sie gehen unmittelbar hervor aus einfachen Tastflecken, unter starker Verdickung und halbkugeliger Vorwölbung der betreffenden Hautpartien, unter Entwicklung eines umfangreichen Endapparates von Nervenfibrillen. Und sie dienen sicherlich unmittelbar der Aufnahme sexueller Druckreize, wenige Wochen nach der Laichzeit bilden sie sich wieder völlig zurück. Ihre Verbreitung ist übrigens merkwürdigerweise eine sehr beschränkte. In guter Ausbildung finden sie sich eigentlich nur bei den Weibchen von Rana temporaria, weniger ausgeprägt bei Rana arvalis und bei den übrigen Arten fehlen sie ganz[56]. Nie sind sie bei männlichen Fröschen der Gattung Rana anzutreffen, aber bei einem anderen Frosch, bei dem tropisch-afrikanischen Trichobatrachus oder Astylosternus robustus aus Kamerun, da zeigen sich solche Hautsinnesorgane

gerade umgekehrt nur im männlichen Geschlecht entwickelt[57]. Hier sind die Seitenteile des Rumpfes und die Außenflächen der Schenkel von einem dichten Überzug aus haarartigen Fäden besetzt (Fig. 347). Dieser Überzug tritt nur bei geschlechtsreifen Männchen auf, er erreicht im besonderen zur Paarungszeit eine besonders hohe Entwicklung, fehlt stets ganz den Weibchen. Die Fäden selbst leiten sich ab aus einfachen Hauthöckern, wie sie auf der Haut beider Geschlechter anzutreffen sind, sie sind reich mit Nervenfasern und Tastzellen ausgestattet, enthalten daneben aber auch Drüsenelemente, so daß ihre Verwendung vielleicht noch eine vielseitigere als die nervöser Wollustorgane ist.

13. Kapitel

Die Formen der geschlechtlichen Annäherung, die Methoden der Bewerbung und der Gewinnung der Weibchen

I. Der Kontrektationstrieb und die Mittel zu seiner Betätigung

Detumeszenz- und Kontrektationstrieb. Bedeutung der Brunstzeit für den letzteren. Brunsterscheinungen bei Säugetieren, ihr Einfluß auf männlichen und weiblichen Genitalapparat. Sexualzyklen weiblicher Säugetiere, Menstruation und Oestrus. Einrichtungen zur leichteren Betätigung des Kontrektationstriebes. Vervollkommnung der Bewegungsorgane, bei der epitoken Generation der Polychaeten, im männlichen Geschlecht vieler Tiere. Unverminderte Flugfähigkeit der Insektenmännchen, die wenigen Ausnahmen von der Regel. Vervollkommnung der Sinnesorgane, wiederum in der epitoken Generation der Polychaeten, dann bei männlichen Gliedertieren. Antennen männlicher Krebstiere, Fühler männlicher Insekten, Maxillartaster der Lymexyloniden als sexuelle Spürorgane. Vergrößerung der Augen bei männlichen Hymenopteren. Doppelaugen männlicher Fliegen und Ephemeriden, Anpassung ihres Baues an das Dämmerungssehen und an das Sehen bewegter Objekte, ihre spezielle Anwendung im Erspähen der Weibchen. — Abirrungen des Kontrektationstriebes, in homosexuellen Akten, in der sexuellen Vereinigung artfremder Geschlechter. Paarung zwischen Blutsverwandten, deren Verhütung durch Eheverbote in menschlichen Gemeinwesen, durch Proterandrie in der Natur bei Schmetterlingen und Hymenopteren. Wirkungen der Inzucht, deren grundsätzliche Unschädlichkeit.

Die ursprüngliche Wurzel des Geschlechtstriebes ist der Detumeszenztrieb, primär in beiden Geschlechtern seine Erfüllung suchend in der Entleerung der Geschlechtsprodukte. Entleerung als solche bedeutet aber nun nicht das Ganze des physiologischen Endzweckes, es muß vielmehr die Entleerung stets so erfolgen, daß den beiden verschiedenartigen Formen der Geschlechtsprodukte, Eiern und Samenzellen, die Möglichkeit einer befruchtenden Vereinigung geboten ist. Auf primitivsten Anfangsstufen des Gametocytenträgers wird diese Möglichkeit noch im wesentlichen durch eine aktive Betätigung der Gameten selbst herbeigeführt, eine solche mag auch noch eine gewisse Rolle spielen bei den Tierformen, die ihre Geschlechtsstoffe unmittelbar ins Wasser entlassen. Aber wohl nie verharren diese Gametocytenträger mehr in einer völlig passiven Rolle, wechselseitige Einwirkungen gehen von ihnen als Trägern der Ei- und Samenzellen aus, treffen einander und haben bestimmenden Einfluß auf die Art und den Zeitpunkt der Entleerung, wie bei einer früheren Gelegenheit, im

sechsten Kapitel, ausführlich dargelegt worden ist. Es kommt zu einem Zusammenwirken zweier Gametocytenträger verschiedenen Geschlechts, zu einem Zusammenwirken, das sich festigt und zu einem Gesetz wird in einem zweiten wesentlichen Bestandteil des Geschlechtstriebes, in dem Kontrektationstrieb[1]. Gegenüber dem primären Detumeszenztrieb ist er sekundärer Natur, er äußert sich ganz allgemein darin, daß die beiden Geschlechter vom morphologischen Wert zweier Gametocytenträger einander aufsuchen und entweder gemeinsam der Geschlechtsprodukte sich entledigen und damit deren Mischung herbeiführen oder aber durch eine innigere körperliche Vereinigung irgendwelcher Art deren Zusammentreffen erst recht sichern. Nur im Falle der Selbstbegattung und Selbstbefruchtung zwittriger Organismen (vergl. S. 100ff.) vollzieht sich die geschlechtliche Betätigung im Bereiche eines einzigen Individuums, sein Geschlechtstrieb ist seinem vollen Inhalt nach enthalten in dem Detumeszenztrieb. Überall sonst müssen sich zwei Individuen zur sinngemäßen erfolgreichen Ausübung ihrer Funktionen zusammenfinden, bei zwittrigen Organismen Zwittertier zu Zwittertier, bei getrennter Geschlechtlichkeit Männchen zu Weibchen; überall da tritt also der Kontrektationstrieb neben den Detumeszenztrieb.

In seinen äußeren Erscheinungen prägt sich der Kontrektationstrieb am schärfsten aus zur Brunstzeit, unter stärkstem Zwang streben dann die Geschlechtsindividuen zueinander. Bei zahllosen wirbellosen Tieren fällt die Brunstperiode unmittelbar zusammen mit der vollen Geschlechtsreife, in einem einzigen Geschlechtsakt erfüllt sich die Befriedigung des Geschlechtstriebes. Gibt Langlebigkeit die Möglichkeit wiederholter Geschlechtsbetätigung, so tritt eine Brunstperiode zum wenigsten im Verlaufe eines Jahres nur ein einziges Mal auf, meist dann gebunden an eine bestimmte Jahreszeit. Es gilt das vor allem für die Wirbeltiere, aber auch für gar nicht so wenige Wirbellose, die ihr Leben mehrere oder selbst viele Jahre zu erhalten vermögen und dann alljährlich eine Periode geschlechtlicher Betätigung von begrenzter Dauer aufweisen. Genannt seien von solchen Wirbellosen die Aktinien, die Regenwürmer und Blutegel, die Holothurien, die thorakostraken Krebse, die Muscheln und Schnecken[2]. Längere Lebensdauer wird ganz zur Regel bei den Wirbeltieren, alljährlich wiederholt sich bei ihnen eine jahreszeitlich festgelegte Fortpflanzungsperiode, man denke nur an unsere Frösche und Salamander, an die Vögel und an die Säugetiere.

Für die Säugetiere hat die Brunstperiode eine ganz besondere Bedeutung[3]. Sie bildet überaus markante Abschnitte im Leben dieser Tiere, tritt zumeist einmal im Jahre auf, kann sich aber auch häufiger wiederholen oder in seltenen Fällen in ihrem Rhythmus verlangsamen. Letzteres gilt für Walroß, Elefant und wahrscheinlich auch Rhinozeros, wo überall die Brunstperioden durch mehrjährige Intervalle sich voneinander scheiden, wogegen es besonders die Haustiere und viele Nagetiere sind, die eine mehrfache Wiederholung der Brunst im Jahre zeigen können. Das Auftreten der Brunst ist zweifellos bei den Säugetieren primär ganz wie bei den übrigen Wirbeltieren von klimatischen Einflüssen abhängig, doch können hier in höherem Maße als irgendwo sonst im Tierreiche mancherlei andersartige Einflüsse modifizierend einwirken. Sie kann sogar in

ihrem periodischen Rhythmus gänzlich verwischt werden. Das kann geschehen durch Gefangenschaft, in welcher beispielsweise der Edelhirsch an Stelle seiner im Wildzustand auf etwa drei Wochen des gesamten Jahres beschränkten Brunstzeit fast ständige Brunstbereitschaft zeigt, das ist geschehen durch Domestikation an unseren Haustieren, das ist geschehen durch die Zivilisation am Menschen. Aber selbst bei letzterem lassen sich Spuren ursprünglich einmal vorhandener begrenzter Sexualphasen noch nachweisen[4]. Während des langen Polarwinters erscheinen die zwischen 76. und 79. Breitegrad wohnenden Eskimos geschlechtlich sehr stark herabgestimmt, sie zeigen dagegen beim Wiederauftauchen der Sonne eine mehrere Wochen anhaltende Periode gesteigerter Sexualität. Bei primitiven tropischen Naturvölkern treten ganz unverkennbare Sexualperioden hervor, so etwa bei den Australiern, wo eine solche in den September, das Frühjahr jener Erdhälfte fällt und sich durch das Begehen erotischer Feste deutlich aus dem Alltagsleben hervorhebt. Ja, gar nicht so wenige Feste der europäischen Kulturvölker weisen ihrer Herkunft und ihrem ursprünglichen Sinn nach auf einen ebensolchen Zusammenhang mit Sexualperioden hin. Sollen doch letztere selbst (als eine Frühjahrs- und eine Herbstperiode) in den Frequenzzahlen von Empfängnis und Geburt auch hier noch ihren erkennbaren Ausdruck finden.

Es äußert sich die Brunst beim männlichen Säugetier in einer gesteigerten geschlechtlichen Aktivität, die sich über einen längeren, häufig kaum scharf zu begrenzenden Zeitraum ausdehnt, bei den weiblichen Tieren in der Willfährigkeit zur Begattung, deren Zeitdauer eine wechselnde, stets aber genau begrenzte ist. Bei Hunden und Katzen dauert sie sieben bis neun Tage an, bei Makaken zwei bis drei Tage, beim Rinde etwa vierundzwanzig Stunden, beim Schafe zwölf Stunden und beim Opossum (Didelphys virginiana)[5] gar nur drei bis fünf Stunden.

Im Bereiche des Genitalapparates lassen sich bei vielen männlichen Säugern kaum irgendwelche Veränderungen während der Brunstzeit feststellen. Werden solche erkennbar — und es kann dies der Fall sein bei niederen Typen —, so betreffen sie Größe, Tätigkeit und Lage der Keimdrüsen. Beim Maulwurf[6] liegt die Brunstzeit im März, die Hoden besitzen dann eine Länge von vierzehn Millimetern und eine Dicke von acht Millimetern, die ableitenden Samenkanälchen sind strotzend von reifen Spermatozoen erfüllt. Anders im August, wo die Hoden auf eine Länge von sechs Millimetern und eine Dicke von vier Millimetern zusammengeschrumpft sind, wo die Ausführwege völlig leer erscheinen. Eine Zeit gesteigerter Samenproduktion wird abgelöst von einer völligen Ruheperiode. Ähnliches kennt man von anderen Insektenfressern, wie beispielsweise von Sorex vulgaris[7], ähnliches von Fledermäusen[8], wo die Hoden zur Brunstzeit auf die doppelte Größe anschwellen können. Dazu treten Veränderungen in der Lage der Hoden, sich ausprägend in der temporären Ausbildung eines Hodensackes bei einzelnen Insektenfressern, bei Fledermäusen und Nagetieren, worüber des näheren auf die Ausführungen im 17. Kapitel (S. 472) verwiesen sei.

Unvergleichlich viel stärker ist der Einfluß der Brunstperiode auf den weiblichen Genitalapparat der Säugetiere und zwar im besonderen auf die Schleimhaut des Uterus[9]. Ihr Anfang macht sich an der Uterusschleimhaut durch starke Schwellung und zunehmende Durchblutung bemerkbar, Zustände, die sich bis auf die Umgebung der Vulva erstrecken können. Die mächtige Blutfülle führt schließlich zu Ergüssen in die hypertrophisch gewordene Uterusschleimhaut und wenn diese platzt, was aber keineswegs stets der Fall zu sein braucht, so finden auch äußerliche Blutentleerungen statt, verbunden mit einem Ausstoßen von Schleimhautfetzen und Drüsensekreten. Dieses Stadium pflegt man als Prooestrum (Vorbrunst) zu bezeichnen, es endet beim menschlichen Weibe mit der Menstruation, es führt in seinen Wirkungen zu einer Rückbildung, zu einem Abschwellen der Uterusschleimhaut. An das Prooestrum schließt sich als zweites Stadium der Oestrus (Vollbrunst) an, in ihm offenbart sich die eigentliche Brunst der weiblichen Säugetiere, während der allein sie zur Begattung willfährig sind und ein gesteigerter Sexualdrang besteht. Es läßt sich ein solcher auch beim menschlichen Weibe noch nachweisen, wenn auch die Kulturwirkungen des menschlichen Gesellschaftswesens hier eine klare Ausprägung verschleiert haben. In einem dritten Stadium, in dem Metoestrum oder der Nachbrunst, wird dann eine Rekonstruktion der zurückgebildeten Uterusschleimhaut eingeleitet und durchgeführt. Wir haben hier also einen förmlichen Zyklus in den Veränderungen der Uterusschleimhaut vor uns; die Dauer eines solchen ist verschieden, sie schwankt bei Nagetieren zwischen zehn bis zwanzig Tagen, bei Rind und Pferd zwischen drei bis vier Wochen, beim menschlichen Weibe beträgt sie im Mittel achtundzwanzig Tage. Tritt im Gefolge der während des Oestrus vollzogenen Begattung Befruchtung ein, so wird der Oestrus unmittelbar abgelöst durch die einsetzende Schwangerschaft und während derselben ruht der Geschlechtstrieb. Unterbleibt dagegen die Befruchtung, so stellt sich die Fortsetzung des Zyklus zweifach verschieden dar. Entweder schließt sich nun gleichfalls eine jetzt aber nicht durch die Schwangerschaft bedingte — Ruheperiode an, das sog. Anoestrum, oder aber es beginnt der gleiche Zyklus von neuem mit erneuter Schwellung der Uterusschleimhaut. Im ersteren Falle haben wir monoestrische, im letzteren polyoestrische Säugetiere vor uns. Monoestrisch sind beispielsweise Wolf und Fuchs, Hirsche, Antilopen, Wildschafe, Wildziegen, Wildrinder, sie alle besitzen nur eine kurze Brunstperiode mit einem einzigen Brunstzyklus und einer einzigen Brunst. Polyoestrisch sind Mäuse, Ratten und viele andere Nagetiere, von Haustieren das Schaf, das Schwein, die Stute; polyoestrisch sind die Affen und in extremster Ausprägung der Mensch. Überall hier erstreckt sich die gesamte Brunstperiode mit zahlreichen Brunstzyklen über einen größeren Teil des Jahres, beim Schwein über zwei Monate, beim Schaf über etwa drei Monate, beim Kaninchen über fünf bis sechs Monate, bei der Stute im Maximum über acht Monate, bei der Ratte über neun Monate und bei vielen Affen und dem Menschen endlich gar über alle zwölf Monate. Es würde also beim Menschen jede Periodizität in Wegfall gekommen sein, doch lassen sich Spuren derselben, die wir oben schon feststellten, auch hierin gelegentlich noch erweisen, bei den

Eskimoweibern setzt die Menstruation während der Wintermonate völlig aus. Manche Haustiere besitzen mehrere, durch einen zeitlichen Zwischenraum voneinander getrennte Brunstperioden im Jahre, der Haushund deren zwei, die Hauskatze deren drei oder vier.

Bei den männlichen Säugetieren ist eine vergleichbare Differenzierung, eine Zerlegung der Brunstperiode in Brunstzyklen und eine daraus sich hervorhebende Vollbrunst, nicht vorhanden, ihr Brunstzustand weist gleichmäßig Neigung und Fähigkeit zur Ausübung einer befruchtenden Begattung auf. Nur insofern ist eine Parallele zwischen beiden Geschlechtern festzustellen, als der zeitliche Ausbruch der Brunst bei beiden zusammenfällt, wie ja leicht verständlich ist. Bei monoestrischen Weibchen mit einmaliger Brunstperiode ist auch die Brunstzeit der Männchen sehr beschränkt, wie etwa bei den Cerviden; bei polyoestrischen oder solchen mit wiederholter Brunstperiode weist die Brunstzeit der Männchen eine längere oder fast ununterbrochene Dauer auf, da ja dann die Begattungsbereitschaft der Weibchen sich zu sehr verschiedenen Zeiten darbieten kann. So ist es bei vielen unserer Haustiere. Es üben zudem ganz unverkennbar die Geschlechter durch ihre Gegenwart einen fördernden Reiz auf die gegenseitige Intensität der Brunsterscheinungen aus[10]. Beim Kaninchen kann man das jederzeit beobachten. Isolierte Weibchen weisen abgeschwächte und unregelmäßige Brunsterscheinungen auf, sie werden nach kurzer Zeit vollbrünstig, wenn Männchen hinzugesetzt werden. Ähnliches ist von Pferden bekannt, wenn in den Gestüten besondere Hengste gewissermaßen eine Animierrolle zu spielen haben, die Franzosen sprechen von einem „boute-en-train" (Vorsänger).

Es bedeuten die Vorgänge im Bereiche der weiblichen Genitalwege, daß durch sie die Schleimhaut des Uterus einem beständigen Erneuerungsprozeß unterworfen wird, dieselbe so stets von neuem zur Aufnahme des jungen befruchteten Eies, wie sie in der Implantation vor sich geht, vorbereitet wird. Mit der Ovulation selbst, also mit der Lösung des Eies vom Ovarium, haben dagegen diese Vorgänge unmittelbar nichts zu tun, entgegen einer früher wohl sehr verbreiteten Annahme. Beide Vorgänge verlaufen in eigenen selbständigen Zyklen. Es kann Ovulation sich vollziehen ohne jeglichen Zusammenhang mit einem Oestrus, etwa während der Schwangerschaft, es kann Oestrus eintreten, ohne daß während des ganzen zugehörigen Zyklus eine Ovulation statthat, das darf wohl als gelegentliches Vorkommnis für Affen angenommen werden. Ja, es ist wohl Regel, daß Oestrus, also Zeit der eigentlichen Brunst, und Ovulation durch einen längeren Zwischenraum geschieden sind. So findet bei der Hauskatze die Ovulation fünfundzwanzig bis fünfzig Stunden nach der Brunst statt[11], für das menschliche Weib hat man als Zeitpunkt der Ovulation etwa die Mitte der einzelnen Sexualzyklen berechnet[12], am größten ist aber der zeitliche Abstand zwischen Oestrus und Ovulation bei den Fledermäusen[13]. Hier geschieht Brunst und Begattung im Herbste vor Eintritt in die Winterruhe, aber erst im nächsten Frühjahr mit Beginn der wärmeren Jahreszeit setzt dann die Ovulation ein und

erfolgt die eigentliche Befruchtung (vergl. S. 280)*). Ein Zusammenhang zwischen Ovulation und Paarung wird bald behauptet, bald bestritten[16]. Beim zahmen Kaninchen, beim Frettchen und bei der Hauskatze soll dann, wenn brünstigen Weibchen die Gelegenheit zur Paarung entzogen wird, die Ovulation unterbleiben und eine Degeneration des Eies innerhalb des Ovariums eintreten. Bei Hund, Meerschweinchen und Hausschaf soll dagegen stets Ovulation auch ohne vorausgehende Begattung statthaben, jungfräuliche weiße Mäuse lassen den Übertritt voll entwickelter Eier aus dem Ovarium in die Eileiter in genau der gleichen Form feststellen, wie er bei gepaarten Mäusen sich zeigt.

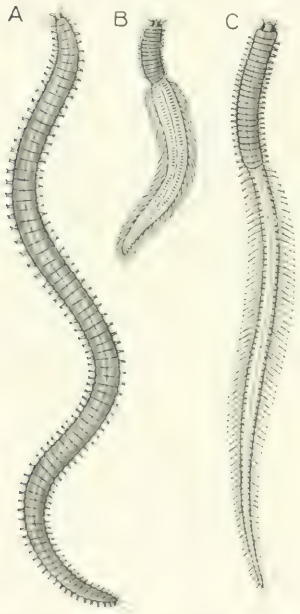


Fig. 348. Lebensphasen der Nereis cultrifera. A atoke Form, B epitoker männlicher, C epitoker weiblicher Zustand. (Nach Claparède[18].)

Ist aber dann Befruchtung und nachfolgende Implantation eingetreten, so kommen alle Brunsterscheinungen stets völlig zum Stillstand und setzen erst wieder ein, wenn die Geburt erfolgt ist. Der Intervall zwischen Wurf und neuer Brunst ist ein sehr verschieden großer. Bei Mäusen, Kaninchen, Meerschweinchen tritt die Brunst ziemlich unmittelbar nach dem Wurf von neuem auf[17], bei der Stute beträgt der Intervall etwa neun Tage. Auf jeden Fall übt das Säugen der Jungen zumeist gar keinen Einfluß auf den Beginn einer neuen Brunstperiode aus.

Es führt also der Kontrektationstrieb, um nun wieder auf das Hauptthema dieses Kapitels zurückzukommen, beide Geschlechter zur Erfüllung ihrer geschlechtlichen Funktionen zusammen. Der aktive Anteil, den die Geschlechter an der Verwirklichung ihres Zusammenfindens haben, ist für beide ein sehr verschiedener, es fällt dem männlichen Geschlecht vorwiegend die Aufgabe zu, den Geschlechtsgenossen aufzusuchen. Das findet seinen klaren Ausdruck in der Organisation der Geschlechter. Gefordert werden müssen für die besondere Aufgabe zunächst leistungsfähige Bewegungsorgane. Eine vollkommenere Ausstattung mit solchen zu den gedachten Zwecken läßt sich zunächst in der sog. epitoken Geschlechtsgeneration der polychäten

*) Nicht darf das gleiche Verhalten etwa für das Reh in Anspruch genommen werden[14], wo ja zwar ebenfalls ein unverhältnismäßig langer Zeitraum zwischen Begattung und Geburt des Jungen liegt, wofür die Ursache aber darin zu suchen ist, daß das während der Brunstzeit befruchtete Ei im Verlaufe seiner Furchung ein Ruhestadium durchmacht, welches von Anfang August bis Dezember dauert. Ähnliches wird vom Dachs berichtet[15].

Anneliden feststellen[18]. Formen, wie die Nereis cultrifera des Mittelmeeres etwa, weisen eine scharfe Zweiteilung ihres gesamten Lebens auf. In einer ersten Phase, dem atoken Zustand geschlechtlicher Unreife, erscheinen sie als lange, schlanke, gleichmäßig an allen Körpersegmenten kurze Parapodien tragende Würmer (Fig. 348A), in der zweiten Phase, dem epitoken Zustand geschlechtlicher Vollreife, behalten sie nur an den vorderen sechzehn bis zwanzig Segmenten das ursprüngliche Aussehen bei, an den übrigen entwickeln sie lange breite Ruderborsten (Fig. 348B, C). Und das befähigt sie nun, die kriechende Lebensweise, welche die atoken Formen an den Meeresboden bannte, aufzugeben, und sich freischwimmend im Meere umherzubewegen, wodurch naturgemäß ein Zusammentreffen der Geschlechter außerordentlich erleichtert wird. In beiden Geschlechtern sind die Ruderborsten etwas verschieden gestaltet, das kann dann auch hier schon zu stärkerem Dimorphismus führen, unter einseitiger Bevorzugung des männlichen Geschlechtes. Solches ist beispielsweise eingetreten bei Autolytus[19]. Das Verhältnis der beiden Lebensphasen hat sich hier so gestaltet, daß die epitoke Generation aus der atoken durch einen terminalen Knospungsvorgang entsteht (Fig. 349 A). Beiderlei epitoke Formen zeichnen sich zunächst wiederum gegenüber der atoken Stammform durch ihre viel höher entwickelten Parapodien aus, aber zudem übertrifft dann auch die männliche, sog. Polybostrichus-Form (Fig. 349 B) um ein nicht Geringes in Ausbildung der Parapodien und Schwimmborsten die weibliche, sog. Sacconereis-Form (Fig. 349 C). Und diese Bevorzugung des männlichen Geschlechtes in der Ausstattung mit Bewegungsorganen läßt sich nun überall nachweisen. Bei vielen Krebstieren ist der Bewegungsapparat der Männchen stärker ausgebildet, bei zahlreichen Copepoden prägt sich das sogar in einer enorm gesteigerten Ausbildung der Muskulatur der Schwimmfüße aus[20]. Bei einem flugunfähigen Insekt, bei Boreus hiemalis, dem Gletschergast der alpinen Eis- und Schneeregionen (vergl. Fig. 214, S. 224), sind die Beine der Männchen gegenüber denen der Weibchen mit stark verlängerten, verdickten und freier beweglichen Hüft-

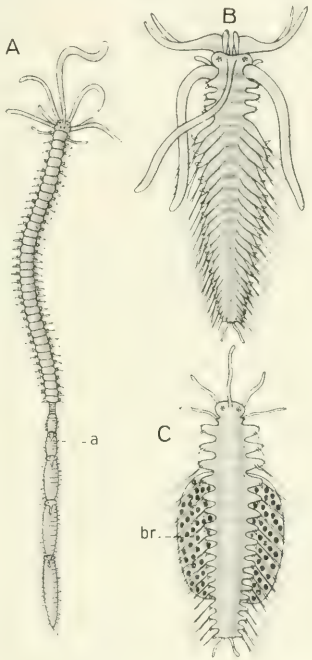


Fig. 349. Lebensphasen des Autolytus varians: A atoke Stammform mit epitoker Knospenreihe (a), B reife männliche Polybostrichus-Form, C reife weibliche Sacconereis-Form. (Nach Mensch[19].) br Brutsack.

gliedern ausgestattet. Es sind die männlichen Tiere viel lebendiger, sie wandern über Eis und Schnee weithin, um die mehr versteckt im Moos lebenden Weibchen aufzusuchen[21]. Die Männchen von Triton vulgaris und palmatus weisen zur Paarungszeit breite Lappensäume oder gar förmliche Schwimmhäute an den Zehen ihrer Hinterbeine auf (Fig. 350), wodurch diese zu besseren Ruderorganen werden[22].

Am stärksten gelangen aber diese Beziehungen zum Ausdruck in der Flügelausstattung der Insekten. Fast überall, wo da im weiblichen Geschlecht die Flügel verloren gehen, bleiben sie im männlichen erhalten und fällt so dem letzteren in ausgesprochenstem Maße die aktive Rolle des Aufsuchens des weiblichen Genossen zu. Der so entstehende Dimorphismus der Geschlechter erhält also dann hier nicht seine Ausprägung durch eine über das Gemeinsame hinausgehende Steigerung der männlichen Organisation,

Fig. 350. Hinterbein eines männlichen Triton vulgaris zur Paarungszeit. (Nach Kammerer[22].)

A

B

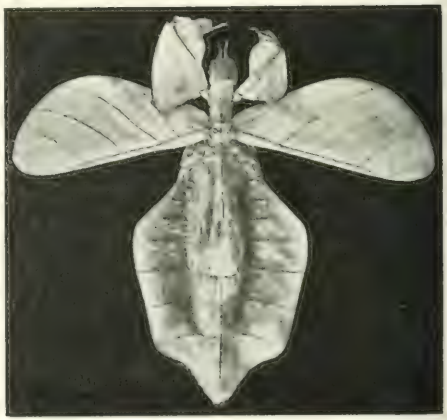


Fig. 351. Männchen (A) und Weibchen (B) eines Phasmiden (Phyllium bioculatum). (Nach Photographien von Exemplaren des Berliner Zoologischen Museums.)

sondern durch ein negatives Zurücksinken der weiblichen Organisation auf eine einfachere Stufe. Im männlichen Körper bleiben nur die normalen Verhältnisse gewahrt. So ist es allenthalben bei den Schmetterlingen, von denen ja besonders die spinner- und spannerartigen Formen Neigung zur Rückbildung im weiblichen Geschlecht haben (vergl. im 22. Kapitel S. 656 f.), so ist es bei Periplaneta, wo die beim Weibchen ganz rudimentären Vorder- und Hinterflügel beim Männchen wohl entwickelt sind[23], so ist es bei den Phasmiden, deren männliche Tiere durch volle Ausbildung der häutigen Hinterflügel allein zum Fliegen befähigt sind (Fig. 351), so ist es bei der Mantidengattung Tarachodes[24], wo kurzen derben Flügelstummeln der Weibchen lange häutige Flügel der Männchen gegenüberstehen, so ist es bei den Schildläusen[25], wo den Männchen im Gegensatz zu den völlig flügellosen Weibchen ein Paar zarter Flügel erhalten bleibt. So ist es bei der Fliegengattung Clunio[26], wo die aktive Rolle des Männchens besonders schön hervortritt. Die wurmförmigen, völlig flügellosen Weibchen laufen auf den Klippen und Algenbüscheln der Gezeitenzone umher, sie werden hier von den schnell über die Oberfläche der Strandgewässer dahinfliegenden Männchen aufgesucht, gepackt und im Fluge mitgeführt, im Fluge auch begattet und danach an ihren alten Aufenthaltsort wieder abgesetzt. Ähnlich verhalten sich die Ameisenwespen, die Mutilliden, sowie die verwandten Thynniden, wo gleichfalls geflügelte Männchen völlig ungeflügelten Weibchen gegenüberstehen. Und auch bei den Thynniden führen die Männchen ihre Weibchen während der Paarung im Fluge mit sich[27].

Fig. 352. Fig. 353.

Fig. 352. Die Geschlechter von Perla cephalotes: oben das Männchen, unten das Weibchen. (Nach Pictet[28].)

Fig. 353. Die Geschlechter von Taeniopteryx trifasciata: oben das Männchen, unten das Weibchen. (Nach Pictet[28].)

Nur wenige Fälle gibt es unter den Insekten, wo umgekehrt das Männchen weniger gut mit Flügeln ausgestattet ist als das Weibchen. Solche Fälle finden sich einmal in der Familie der Perliden[28], wo bei einzelnen Perla-Arten (Fig. 352) und

bei Dictyopteryx microcephala die Flügel der Männchen so stark verkürzt oder gar bei Taeniopteryx trifasciata (Fig. 353) derart auf schuppen- und blättchenförmige Anhängsel reduziert sind, daß ihren Träger ein Fliegen zur völligen Unmöglichkeit geworden ist, wogegen die Weibchen wohl beflügelt sind. Es mag dies aus der Lebensart der Perliden erklärt werden. Sie treiben zumeist auf dem Boden in der Nachbarschaft der Gewässer sich umher, führen die Paarung stets im Sitzen aus, benutzen überhaupt selten ihre Flügel. Es bedürfen ihrer in Wirklichkeit nur die Weibchen, wenn sie über dem Wasser flatternd ihre Eierklümpchen in das Wasser fallen lassen. Einen zweiten Fall von flügellosen Männchen bietet eine wasserbewohnende Schlupfwespe, die Prestwichia aquatica[29]. Während da die Weibchen wohl entwickelte, mit Fransenhaaren besetzte Flügel tragen, weisen die Männchen an deren Stelle nur noch kleine, die Vorderflügel darstellende Schüppchen auf (Fig. 354). Die Tierchen halten sich vorzugsweise unter Wasser auf, wo sie mit Hilfe ihrer Beine rudernd sich umherbewegen. Auf dem Lande sind die Männchen ganz unbehilflich, die Weibchen dagegen vermögen sich fliegend in die Luft zu erheben, wiederum zum Vorteil der Brut, da sie so einen größeren Lebensbezirk nach Gewässern absuchen können, in denen sie Eier von Wasserwanzen oder Wasserkäfern finden, um in ihnen die eigenen Eier abzusetzen. Und ein dritter Fall zeigt sich in der gleichen Insektenordnung der Hymenopteren, bei den Feigeninsekten, also etwa bei Blastophaga grossorum. Doch sind hier die Männchen nicht nur flügellos, sie zeigen offenbare Anzeichen einer ganz allgemeinen Körperdegeneration, weshalb wir uns in einem späteren Kapitel (im 22. Kapitel S. 663) noch besonders mit ihnen zu beschäftigen haben werden.

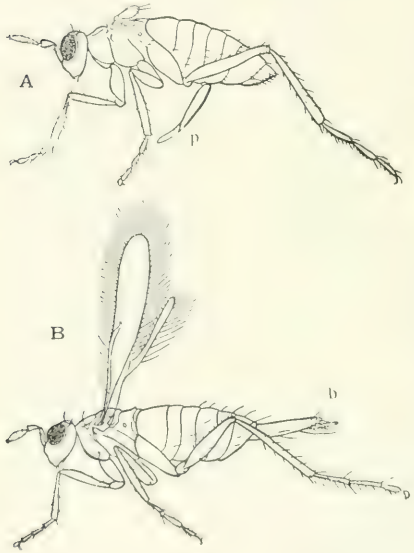


Fig. 354. Die Geschlechter von Prestwichia aquatica: A das Männchen, B das Weibchen. (Nach Blunck[29].) b Legebohrer des Weibchens, p Begattungsglied des Männchens.

Ein einziges Beispiel ist mir von Insekten bekannt, wo die weiblichen Tiere die Männchen zum Vollzuge der Paarung direkt aufsuchen. Bei einer auf Laburnum lebenden Schildlaus der Gattung Pseudococcus wandern im Frühjahr die Weibchen von den dünnen Ästchen des Goldregens, auf denen sie überwintert haben, in lebhafter Bewegung am Stamm abwärts und gehen den hier

ziemlich träge umherkriechenden Männchen nach, um sich ihnen zur Begattung darzubieten und nachher zur Ausbildung ihrer Eiersäckchen wieder in die Spitze des Baumes zurückzukehren[30].

Und zweitens wird dann das Aufsuchen und Sichfinden der Geschlechter erleichtert durch vollkommenere Sinnesorgane. Auch ihr Besitz kann zunächst ganz allgemein die Eigentümlichkeit geschlechtsreifer Zustände gegenüber geschlechtslosen Lebensphasen sein. Die epitoken Geschlechtstiere der oben bereits erwähnten polychäten Anneliden zeichnen sich gegenüber den atoken Formen nicht nur durch bessere Schwimmorgane, sondern vor allem auch durch längere Fühlerorgane und größere Augen aus, wie es wiederum seinen höchsten Ausbildungsgrad in dem Cirren- und Tentakelapparat der männlichen Polybostrichus-Formen von Autolytus erhält (Fig. 349).

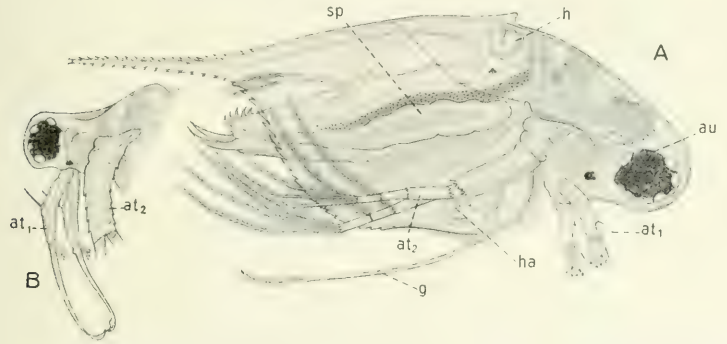


Fig. 355. A Seitenansicht des Männchens von Daphnia longispina, B Vorderende des Männchens von Ceriodaphnia quadrangula. (Nach Leydig[31].) $at_{1,2}$ erste und zweite Antenne, au Hauptauge, g geißelförmiger Anhang des ersten Beinpaares, h Herzschlauch, ha hakenartiger Fortsatz des ersten Beinpaares, sp Hodenschlauch.

Besitz höher entwickelter Sinnesorgane ist ganz allgemein eine hervorstechende Eigentümlichkeit des männlichen Geschlechts der Gliedertiere, vor allem der Krebstiere und der Insekten. Spürorgane in der weitesten Deutung des Begriffs sind hier vor allem die Antennen, und gerade sie sind in der allermannigfachsten Form in den besonderen Dienst des sexuellen Spürsinns getreten. Von Krebstieren greife ich aus der Fülle der Einzeltatsachen einige von markanter Anschaulichkeit heraus. Bei den Daphniden[31] ist die erste Antenne, nach ihren wesentlichen Funktionen als Riechantenne direkt bezeichnet, beim männlichen Geschlecht durchgängig viel größer und stärker als beim weiblichen (Fig. 355A), sie kann zuweilen durch Hinzutreten eines langen gekrümmten Fortsatzes eine ganz exzessive Ausbildung erlangen, wie bei Sida crystallina oder bei Ceriodaphnia quadrangula (Fig. 355B). In anderen Fällen handelt es sich in gleicher Beziehung um die zweite Antenne. So bei manchen Gammarinen[32] (Oediceros, Bathyporeia, Lysianassiden), wo sich die Geißel der zweiten Antenne

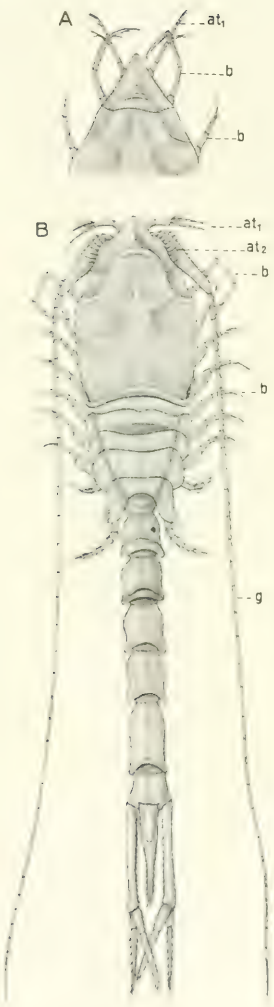


Fig. 356. Habitusbild eines Cumaceen (Diastylis sculpta): A vorderes Körperende des Weibchens, B Männchen. (Nach Sars[34].) $at_{1, 2}$ erste und zweite Antenne, b einzelne Beine, g Geißel der zweiten Antenne.

im männlichen Geschlecht durch größere Zahl und größere Länge der Geißelglieder gegenüber der ganz kurzen Geißel der Weibchen auszeichnet, so bei den Nebalien[33], wo die Geißelfortsätze der hinteren Antennen beim Weibchen nur aus zwölf bis siebzehn Gliedern, beim Männchen aber aus etwa achtzig Gliedern bestehen und zu dem einen viel stärkeren Besatz von zarten Sinneshaaren aufweisen. Und noch bedeutsamer prägt sich das aus bei den Cumaceen[34], wo die erste Antenne in beiden Geschlechtern wohl ziemlich gleich gestaltet sein kann, die zweite Antenne beim Weibchen aber nur einen kleinen Anhang darstellt, der von oben her völlig vom Cephalothoraxrand überdeckt wird, beim Männchen dagegen einen kräftigen Fühlerschaft und daran eine lange, über das Hinterende des Körpers hinausragende vielgliedrige Geißel trägt (Fig. 356). Wieder in anderen Fällen werden beide Antennenpaare von einem solchen Dimorphismus ergriffen. Bei der den Amphipoden zuzurechnenden Phronima[35] stellt im weiblichen Geschlecht die erste Antenne ein unansehnliches, nur aus zwei Gliedern bestehendes Anhängsel dar, ist die zweite Antenne gar auf einen ganz unscheinbaren Vorsprung reduziert (Fig. 357 B), sind dagegen im männlichen Geschlecht beide Antennen überaus kräftig entwickelt. Die erste Antenne ist vor allem ausgezeichnet durch ein großes kolbenförmiges, einen dichten Besatz von Spürhaaren tragendes Mittelglied, die zweite Antenne läuft in eine lange schlanke Geißel aus (Fig. 357 A), kann aber freilich bei einzelnen Arten auch im männlichen Geschlecht verkürzt sein. Andererseits gewinnt sie bei der verwandten Familie der Oxycephaliden[36] eine ganz exzessive Entwicklung als ein aus fünf bis sechs langen, wie die Teile eines Meterstabes zusammenklappbaren Gliedern bestehender Anhang. Bleiben wir bei Phronima, so ist also hier der an Größe dem weiblichen Körper sehr bedeutend nachstehende männliche Körper mit einem sehr viel umfangreicheren Spürapparat

ausgerüstet, er besitzt zugleich einen vollkommeneren Schwimmapparat in seinen stärkeren Abdominalsegmenten, in seinen breiteren Abdominalschwimmfüßen.

Auch bei den Insekten sind es zunächst die Antennen, welche eine sehr viel höhere Ausbildung im männlichen Geschlecht erfahren können. Zweifellos sind ja hier die Antennen der Sitz des Geruchssinnes, und der bedeutsamen

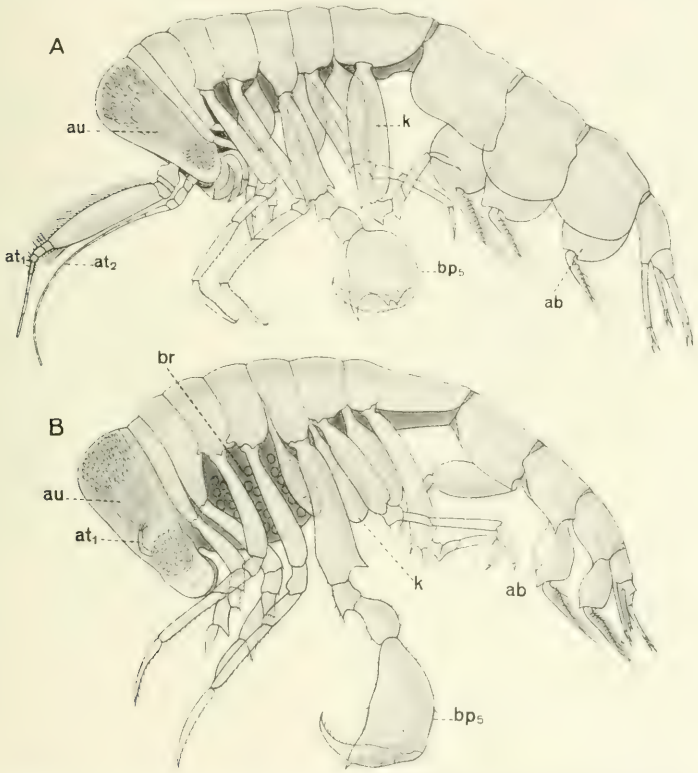


Fig. 357. Männchen (A) und Weibchen (B) von Phronima atlantica. (Nach Vosseler[35].) ab Abdominalbeine, $at_{1,2}$ erste und zweite Antenne, au Auge, bp_5 scherentragendes fünftes Brustbein, br Brutraum mit Eiern, k Kiemenblättchen.

Rolle, welche bei den Insekten diesem Sinn im Aufspüren der Geschlechter zukommt, entspricht ihre hohe Differenzierung. Ich greife wiederum nur eine Anzahl prägnanter Beispiele heraus. Schon bei niederen Insektentypen tritt ein geschlechtlicher Dimorphismus im Bau der Antennen zuweilen stark hervor. Bei einem Mantiden, Gongylus gongyloides[37], sind die Fühler des Weibchens

kurz und haarartig, beim Männchen sind sie lang und zweizeilig gekämmt. Von dem allein flugfähigen Männchen hängt das Zusammenfinden der Geschlechter im wesentlichen ab, es bedarf also des besonderen Spürapparates. Wenden wir uns höheren Insekten zu, so müssen zunächst genannt werden die Käfer, wo beim Maikäfer die aus einer größeren Zahl einzelner Blättchen zusammengesetzte Fühlerkeule im männlichen Geschlecht wesentlich größeren Umfang besitzt als im weiblichen, wo bei den Bockkäfern die langen Fühler der Männchen die der Weibchen häufig um ein Vielfaches überragen. Zu nennen sind weiter die Hymenopteren[38], wo die Geschlechtsunterschiede der Fühler zunächst gleichfalls allein deren Länge betreffen können. Sie bestehen bei den Männchen der Wespen und Bienen ganz allgemein aus dreizehn Gliedern, bei deren Weibchen aus zwölf Gliedern (Fig. 358), sie sind zudem im männlichen Geschlecht beträchtlich mehr in die Länge gestreckt, wie es wohl sein Maximum bei gewissen solitären Bienen erreicht. Die Fühler der Männchen von Eucera longicornis und Systropha spiralis übertreffen die der Weibchen um das Dreifache. Aber auch Formverschiedenheiten treten auf. Es können vielfach die Glieder der männlichen Fühler auf der Vorderseite bauchig erweitert sein, sie können, wie bei der Sägehornbiene (Melitta), direkte Verdickungen tragen, es können die männlichen Fühler einzelner Blattwespen schließlich förmlich gekämmt (Fig. 359 A) oder tief gegabelt (Fig. 359 B), dazu dicht behaart sein, während sie bei den zugehörigen Weibchen aus einer einfachen Gliederreihe bestehen. Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, daß die Weibchen derart ausgestatteter Blattwespenmännchen sehr träge und dickleibige Geschöpfe sind, daß also gerade hier an die aufspürende Tätigkeit der Männchen erhöhte Anforderungen herantreten. Das alles erreicht seinen Höhepunkt bei den Schmetterlingen[39], vor allem bei den spinner- und spannerartigen Vertretern derselben. Allgemein zeichnen sich hier die männlichen Fühler dadurch aus, daß die einzelnen Glieder mit langen Seiten- oder Fiederästchen der mannigfachsten Art besetzt sind, während solche an den weiblichen Fühlern, wenn sie überhaupt auftreten, zumeist sehr viel kürzer sind (Fig. 360 und 361). Es ist bezeichnend, daß gerade die während der Dämmerung und während der Nachtzeit fliegenden

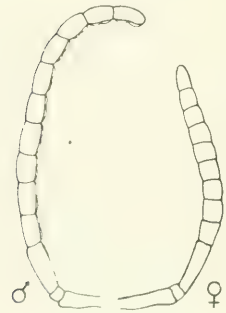


Fig. 358. Antennen von Vespa crabro: links männliche, rechts weibliche Antenne. (Nach Schenk[38].)

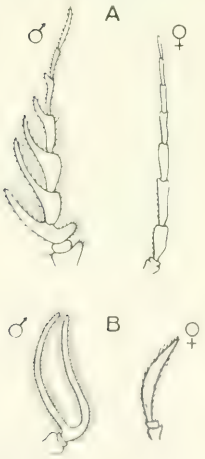


Fig. 359. Antennen verschiedener Blattwespen: A von Cladius difformis, B von Schizocera furcata. Links männliche, rechts weibliche Fühler. (Nach Cameron[38].)

Formen diese auffällig hohe Ausbildung der Fühler zeigen, sie bedürfen eben dieser Spürorgane in höherem Maße.

Die Bedeutung aller dieser Sonderbildungen ist ohne Schwierigkeiten klarzulegen. Es handelt sich überall darum, eine größere Oberfläche zu schaffen und damit einer größeren Zahl von Sinnesorganen Raum zu bieten. Sinnesorgane sind in recht mannigfacher Form an den Fühlern der Insekten entwickelt[40], neben chitinösen Tastborsten kommen vor allem die wohl ziemlich zweifellos als Geruchsorgane anzusprechenden Grubenkegel in Betracht, die als dünnwandige Sinneskegel aus einer grubenartigen Einsenkung der Fühleroberfläche sich erheben. Sie sitzen vorzugsweise auf den Fiederästchen und sind, da diese

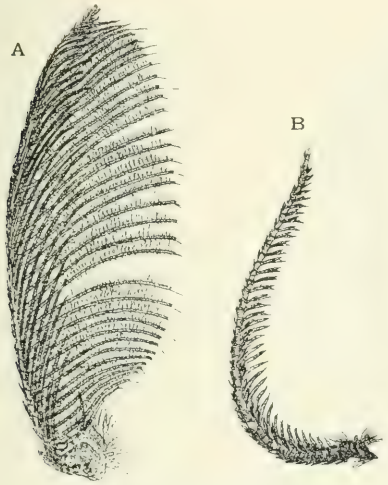


Fig. 360. Antennen von Psilura monacha: A des Männchens, B des Weibchens. (Nach Nieden[39].)

Fig. 361. Antennen von Aglia tau: A des Männchens, B des Weibchens. (Nach Nieden[39].)

stets auf der beim lebenden Tier nach unten und vorn gekehrten Seite der Fühlerglieder entspringen, mit ihren Spitzen dem von vorn kommenden Luftstrom und den von ihm mitgeführten Riechstoffen entgegen gerichtet. Nichts veranschaulicht besser ihre Bedeutung für das wechselseitige Aufsuchen der Geschlechtsgenossen als ihre zahlenmäßige Verteilung in beiden Geschlechtern. Während bei solchen Arten, deren Geschlechter im wesentlichen gleiches Flugvermögen und gleiche Flugbetätigung zeigen, kaum ein Unterschied in der Zahl der Grubenkegel bei Männchen und Weibchen festzustellen ist, lassen solche Formen, deren Männchen zum wenigsten vorzugsweise unter rastlosem Umherfliegen die Suche der Weibchen aufnehmen, etwa Aglia tau oder Fidonia piniaria, einen derartigen Unterschied schon deutlich hervortreten. Den sehr zahlreichen Grubenkegeln

des männlichen Fühlers von Aglia tau stehen nur dreihundert des weiblichen gegenüber, den dreihundertundfünfzig des männlichen Fühlers von Fidonia pruni nur hundert des weiblichen. Der Gegensatz wird noch stärker, wenn infolge der Flugunfähigkeit der Weibchen das Sichfinden der Geschlechter unter allen Umständen allein von den Männchen abhängt. Bei Orgyia antiqua, deren plumpe Weibchen nur noch Flügelstummel tragen, stehen sechshundert Grubenkegel auf einem männlichen, nur fünfundsiebzig auf einem weiblichen Fühler, und bei Psyche unicolor endlich, wo das Weibchen ein unbehilfliches, fast madenförmiges Geschöpf, das Männchen ein lebhaft umherschwärmender kleiner Falter ist,

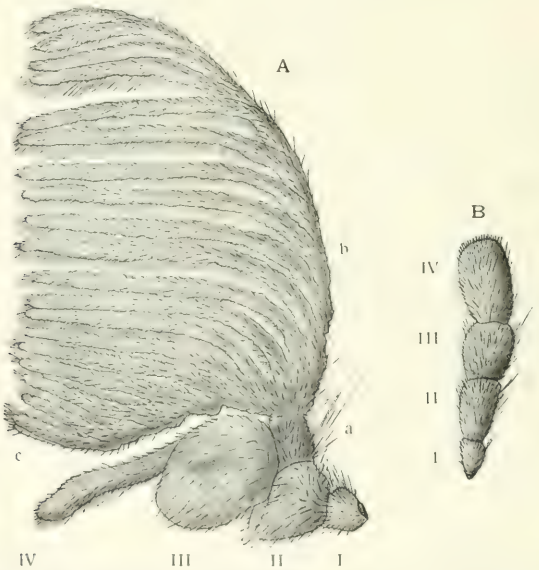


Fig. 362. Männlicher (A) und weiblicher (B) Maxillartaster von Hylecoetus dermestoides. (Nach Germer[42].) I—IV die vier Tasterglieder, a Basalstamm, b Endstamm, c Federäste.

da fehlen Grubenkegel den Fühlern der Weibchen ganz, sind sie dagegen an den männlichen Fühlern überaus zahlreich. Ähnliche Beispiele bieten die Hymenopteren. An den Fühlern der Honigbiene treten die eigenartigen, in ihrer physiologischen Funktion wohl noch nicht völlig geklärten Porenplatten auf, von ihnen tragen die beiden Antennen einer Drohne etwas einunddreißigtausend, die einer Königin nur etwa viertausend. Die experimentelle Prüfung hat die Bedeutung der Fühler beim Auffinden der Geschlechter bestätigt[43]. Wenn man den Männchen von Saturnia pavonia oder von Lymantria dispar die Antennen wegschneidet, so gehen sie nie mehr eine Paarung ein, was sonst in der Gefangenschaft stets leicht geschieht.

Der ganze Spürsinn der Insektenmännchen konzentriert sich also in den Fühlern — mit einer Ausnahme. Sie betrifft die Käferfamilie der Lymexyloniden[42]. Hier sind die Fühler im männlichen und weiblichen Geschlecht ganz gleichartig, fadenförmig gestaltet, verschieden sind dagegen in beiden Geschlechtern die Maxillartaster. Bei den Weibchen — als Beispiel diene Hylecoetus dermestoides — bleiben die Taster einfach keulenförmig (Fig. 362B), bei den Männchen dagegen ist dieser gleiche Taster ausgezeichnet durch einen gewaltigen Aufsatz des zweiten Tastergliedes, bestehend aus einem kurzen Basalstamm und zwei von Fiederästchen dicht besetzten langen Endstämmen (Fig. 362A). Beim Laufen und Fliegen werden die Ästchen des Aufsatzes vom Männchen gespreizt getragen, so daß die Luft zwischen den einzelnen Fiederchen hindurchstreichen kann und damit die in der Luft enthaltenen, von den Weibchen ausgehenden Riechstoffe mit den Sinneshaaren, die alle Seitenäste bedecken, in Berührung kommen. An einem derart gefundenen Weibchen wird sofort die Paarung vollzogen, während eine Ausschaltung der Tätigkeit dieser Maxillartaster, etwa durch Bestreichen mit einer Mastixlösung, die unruhvoll suchende Geschäftigkeit des Männchens sofort zum Stillstand bringt. Wogegen ein Abschneiden der Fühler sie in keiner Weise an der Ausübung ihrer Geschlechtsfunktionen behindert. Es hat also hier ganz zweifellos eine Übertragung der sonst bei den Insekten stets den Fühlern zukommenden Aufgabe auf die Maxillartaster stattgefunden und an diesen ganz entsprechende Bildungen hervorgerufen. Sie finden sich in der ganzen Familie, bei dem europäischen Lymexylon wie bei den exotischen Gattungen Melittoma und Atractocerus, in Tasteraufsätzen von teilweise noch viel komplizierterer Gestalt (vergl. Fig. 705, S. 732). Und dem steht nur die eine merkwürdige Tatsache gegenüber, daß bei einer einzigen Art, bei Hylecoetus flabellicornis, das Männchen mächtige gefiederte Antennen trägt, seine Maxillartaster aber einfach gestaltet sind. Haben wir hier den Anfang der ganzen Entwicklungsreihe der Lymexyloniden vor uns — ein kleiner kegelförmiger Anhang des Maxillartasters deutet den sonst so mächtigen Aufsatz eben an — oder sind die formativen Kräfte, die zur Ausbildung von Fiederblättchen führen, aus irgendwelchen sonstigen Gründen nun wieder an den Antennen wirksam geworden?

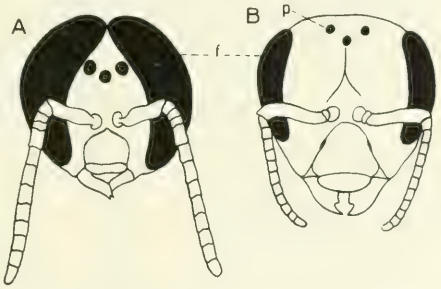


Fig. 363. Vorderansicht des Kopfes der Honigbiene: A der Drohne, B der Königin. (Nach Zander[11].) f Facettenaugen, p Punktaugen.

Als zweiter wichtiger Sinn kommt für die Gliedertiere zum gegenseitigen Aufsuchen der Geschlechter der Gesichtssinn in Betracht. Eine höhere Ausbildung

der Sehorgane ist daher gleichfalls im männlichen Geschlecht vielfach anzutreffen. Weniger bei den Krebstieren, wo etwa auf das Beispiel gewisser mariner Gammariden (Atylus, Urothoe) hingewiesen werden kann, bei denen die Augen der Männchen so beträchtlich an Größe zugenommen haben, daß sie sich in der Medianebene des Kopfes fast berühren[43]. Viel allgemeiner sind solche Erscheinungen aber unter den Insekten verbreitet. So unter den Hymenopteren[44], wo bei den Männchen der Blattwespengattung Abia die Augen wiederum so sehr vergrößert sind, daß sie auf der Stirn fast zusammenstoßen, wo vor allem aber bei unserer Honigbiene die mächtig vorgewölbten Facettenaugen der Drohnen die schmalovalen der Königin wohl um das Doppelte an Umfang übertreffen und am Scheitel direkt sich berühren (Fig. 363). Es ist ohne weiteres einleuchtend, daß das Gesichtsfeld der Drohnen auf diese Weise eine sehr bedeutende Vergrößerung erfährt, wie es sich gewiß beim Verfolgen der Königin während des Hochzeitsfluges von großem Wert erweisen wird. Auch bei den Ameisenmännchen sind die Augen etwas größer und gewölbter als bei den Weibchen, vor allem ist aber die Zahl der in ihnen enthaltenen Facetten sehr bedeutend vermehrt.

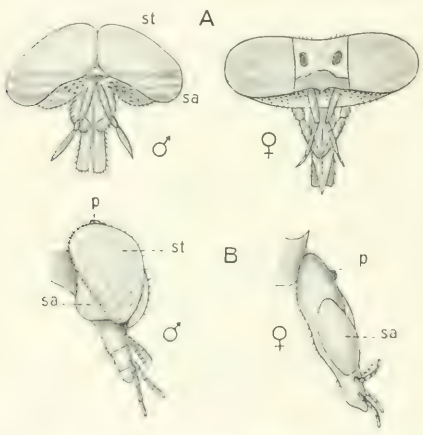


Fig. 364. Geschlechtsdimorphismus der Augen zweier Fliegen: A Augen von Haematopota pluvialis (Tabanide) in Stirnansicht, B Augen von Dilophus vulgaris (Bibionide) in Seitenansicht. Links Männchen, rechts Weibchen. (Nach Dietrich[45].) sa normales Facettenauge, p Punktauge, st männliches Stirnauge.

Dieser Dimorphismus kann weit gewaltigere Dimensionen annehmen. So zunächst bei den Dipteren[45]. Bei Tabaniden wie Haematopota, Chrysops, Tabanus treffen wiederum wie bei den genannten Hymenopteren die Augen der Männchen auf der Stirnmitte von beiden Seiten her zusammen, während bei den Weibchen ein breiter Stirnstreifen sie voneinander trennt (Fig. 364A). Aber dazu treten jetzt noch Änderungen in der Struktur des Auges. Nur der untere Abschnitt des großen Männchenauges zeigt den gleichen Bau wie das Weibchenauge, läßt also beispielsweise bei Haematopota pluvialis nur hier die auf der Struktur der Cornea beruhende buntschillernde Farbenstreifung erkennen, die sich beim Weibchenauge über dessen ganze Fläche erstreckt. Der obere Abschnitt des Männchenauges ist durch eine deutliche Grenzlinie gegen den farbigen unteren Teil abgesetzt, erscheint gleichmäßig heller gefärbt und läßt eine gröbere Facettierung erkennen. Es führt das schließlich zur Ausprägung wirklicher Doppelaugen, wie sie die Männchen zahlreicher Fliegenfamilien, der Strati-

omyiden, der Bibioniden, Simuliden, Bombyliden, Acroceriden, einiger Syrphiden und mancher anderer aufweisen. Da wölben sich über kleineren, dunkelpigmentierten unteren Augenabschnitten, die durchaus allein den Augen der weiblichen Fliegen entsprechen, mächtige hellrot gefärbte Stirnaugen empor

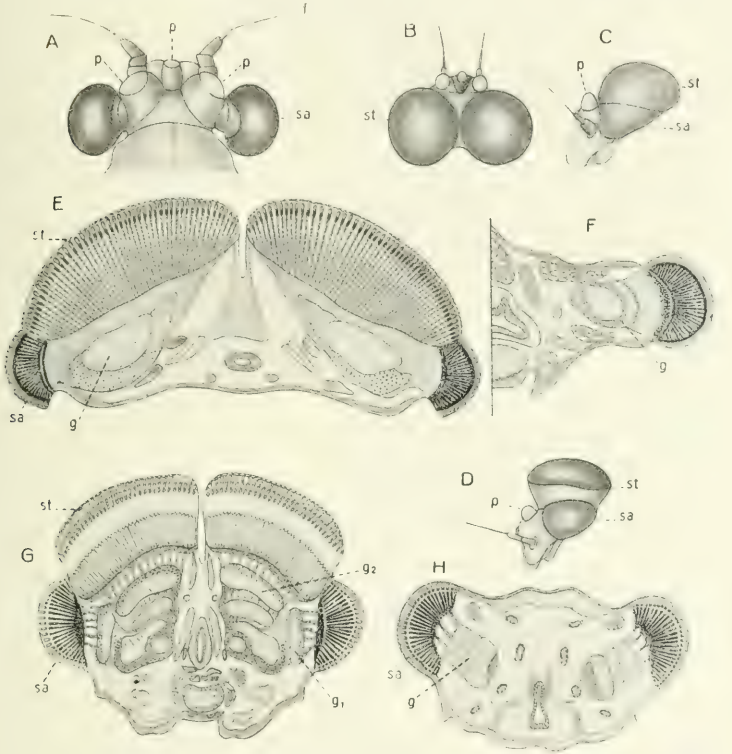


Fig. 365. Geschlechtsdimorphismus der Augen der Ephemeriden: A Kopf des Männchens von Campsurus albifilum; B Kopf des Männchens von Siphlurus lacustris in Scheitelansicht, und C in Seitenansicht; D Kopf des Männchens von Centroptilum pennulatum in Seitenansicht; E Schnitt durch die Augen des Männchens von Potamanthus brunneus, F des Weibchens der gleichen Art; G Schnitt durch die Augen des Männchens von Leptophlebia cincta, H des Weibchens der gleichen Art. (A—D nach Eaton[46], E—H nach Zimmer[46].) f Fühler, g Augenganglien, p Punktauge, sa Seitenauge, st Stirnauge.

bis zum Scheitel und bis zur gegenseitigen Berührung (Fig. 364 B). Der Bau des dorsalen Stirnauges weist bedeutsame Abweichungen von dem Bau des normalen Facettenauges auf, wie sie vor allem in einer bedeutenden Verlängerung der einzelnen Ommatidien, in stärkerem Pigmentmangel und wohl auch in einer Vergrößerung der Facetten hervortreten.

Höchste Steigerung erfährt das alles bei den Ephemeriden[46]. Auch da haben wir zunächst einfache Vergrößerung der Augen bei den Männchen, sie setzen sich wie bei Ephemera, bei Campsurus (Fig. 365 A) knopfförmig vom Kopf ab, erscheinen förmlich gestielt, oder es wölben sich die Augen dorsalwärts bis zur Scheitelmitte empor wie bei Chirotonetes und lassen dann schließlich wiederum eine Scheidung in ein Seitenauge und ein Stirnauge erkennen, wie bei Baëtis, Siphlurus (Fig. 365 C), Potamanthus. Die Scheidung beider Augen ist äußerlich zunächst kaum erkennbar, sie wird deutlicher durch eine scharfe Grenzlinie und führt schließlich zu einer tiefen Furche, die Seitenauge und Stirnauge trennt. Letzteres gewinnt immer noch an Umfang, es wölbt sich über die ganze Scheitelfläche, überdeckt dieselbe förmlich wie ein Turban, weshalb man diese Augen wohl auch direkt als Turbanaugen zu bezeichnen pflegt (Fig. 365 D). Es erscheinen ferner äußerlich die Stirnaugen stets heller gefärbt als die dunkelpigmentierten Seitenaugen, bräunlich, rötlich oder gelbrot. Diese Farbenunterschiede hängen bereits unmittelbar mit dem verschiedenen inneren Bau der beiden Augenabschnitte zusammen. Ganz wie bei den Fliegen zeichnet sich auch hier das Stirnauge der Männchen gegenüber dem unteren Seitenauge und gegenüber dem Auge der Weibchen durch eine beträchtliche Verlängerung seiner Einzelaugen, durch spärlichere und hellere Pigmentierung aus (Fig. 365 E, F). Im Maximum prägt sich das bei Turbanaugen aus (Fig. 365 G), wo die einzelnen Ommatidien dadurch noch besonders ins Extrem verlängert werden, daß sich zwischen Kristallkegel und Rhabdome ein von homogener Substanz erfüllter Raum einschiebt, über den hinweg nur feine Fäden die Verbindung der zusammengehörigen Teile der Ommatidien aufrecht erhalten. Dazu sind die Retinulazellen fast völlig pigmentlos, spärliches rotgelbes Pigment liegt an ihrer Basis. Die Zweiteilung des Auges selbst ist so durchgreifend, daß sogar das Augenganglion in zwei entsprechende selbständige Abschnitte zerfällt (Fig. 365 G).

Die beträchtlichen Differenzen in Lage und Bau von Seiten- und Stirnaugen lassen auf eine verschiedene physiologische Betätigung, auf verschiedene biologische Aufgaben schließen. Der Pigmentmangel, die Verlängerung der Facettenglieder und in den extremsten Fällen der weite Abstand der Rhabdome von dem lichtbrechenden Apparat machen die Stirnaugen zu typischen Superpositionsaugen[47], in denen durch teilweise oder vollständige Deckung der Bilder, die von dem Lichtbrechungsapparat eines jeden der zahlreichen Einzelaugen entworfen werden, ein lichtstärkeres, dafür aber freilich auch, infolge der notwendig damit verbunden auftretenden Zerstreuungskreise, ein etwas verschwommeneres Gesamtbild erzeugt wird. Es werden also diese Superpositionsaugen einmal von Vorteil sein beim Sehen im Dämmerungslicht, sie werden ferner vorzüglich zum Erkennen von Bewegungen dienen, da die in ihnen auftretenden Zerstreuungskreise die Wahrnehmung der von einem bewegten Objekt hervorgerufenen Erregungsänderungen begünstigen. Die Seitenaugen stellen demgegenüber stets normale Appositionsaugen dar.

Und alles das findet nun seine genaueste Anwendung in dem Gebahren der Männchen, das zum Zusammenfinden der Geschlechter führen soll. Viele

Fliegenmännchen[48] erhaschen ihre Weibchen im Fluge, wobei sie von einem bestimmten Standort aus förmlich Wache halten. Jedes vorbeifliegende Insekt veranlaßt sie zu einem Auffluge und treffen sie bei einem solchen tatsächlich auf einen weiblichen Artgenossen, so vereinigen sie sich alsbald mit ihm in der Paarung. Die Männchen der Syrphiden üben diese Fangflüge von einer Stelle in der Luft aus, an der sie sich in rüttelndem stationärem Fluge schwebend halten und zu der sie stets wieder zurückkehren. Wieder andere, wie die Männchen der in unseren Wohnungen überall anzutreffenden Homalomyia manicata, führen kreisende Tanzbewegungen in der Luft aus, von denen aus sie ihre Weibchen ergreifen. Und das entwickelt sich zu förmlichen Tanzschwärmen, bei Anthomyia, bei Limnobia chorea, bei Chironomus, bei Tanypus, wo es stets allein die Männchen sind, die jene bekannten auf- und abschwebenden Schwärme bilden, aus denen heraus sie auf die vorbeifliegenden Weibchen losstürzen. Überall handelt es sich also für das Männchen um eine möglichst intensive und schnelle Reaktion auf einen bewegten Körper. Die Simulium-Männchen[45] bilden derartige Schwärme an beschatteten Orten, etwa unter den Kronen von Laubbäumen, hier wird auch die besondere Lichtstärke des von dem Superpositionsauge entworfenen Bildes für das Erkennen der über dem Männchenschwarm im Dämmerlicht schwebenden Weibchen bedeutsam.

Bis zum letzten erfordert seine Ausnutzung das Superpositionsauge der Ephemeriden-Männchen[49]. In großen Schwärmen sammeln sich diese an warmen Sommerabenden nach Sonnenuntergang über einer Wasserfläche, über Wiesen und Feldern und führen hier in der Dämmerung ihre eigenartigen, ständig auf- und absteigenden Tänze aus. Stets sind an diesen Tanzschwärmen allein die Männchen beteiligt, die Weibchen sitzen ruhig in der Nähe auf dem Boden, im Gras. Nur von Zeit zu Zeit erhebt sich eines derselben, strebt im schräg aufwärts gerichteten Fluge über den Männchenschwarm hinweg, sofort lösen sich dann einzelne Männchen aus dem Schwarm los und eilen auf das Weibchen von unten her los, um es zu erhaschen und mit ihm die Paarung einzugehen. Bei dem ganzen Vorgang werden die Stirnaugen in allen Einzelheiten ihres Baues und ihrer Leistungen beansprucht, sie haben im schwachen Dämmerlicht den bewegten Körper des über ihnen fliegenden Weibchens von unten her wahrzunehmen. Im übrigen wird auch hier jedes über den Schwarm hinfliegende Insekt aus demselben heraus attackiert, bei näherem Zusehen dann freilich wieder losgelassen.

In einzelnen Fällen weist nun gerade umgekehrt der ventrale Abschnitt des männlichen Auges den Bau eines Superpositionsauges auf, dann lassen sich sofort auch andersartige Gewohnheiten im Zusammenfinden der Geschlechter feststellen. Das trifft beispielsweise zu für eine Fliege, für Hilara maura[45], deren Männchen gleichfalls große Schwärme über dem Wasser bilden, aber sie spüren nun von oben her auf die nahe der Wasseroberfläche sich umhertreibenden Weibchen. Unter den Ephemeriden bildet eine solche Ausnahme die Gattung Palingenia[50], wo gleichfalls eher die Einzelelemente der Augenunterseite eine Verlängerung erfahren haben. Hier scheint die Paarung auf dem Wasser stattzufinden, wobei das Männchen sich von oben her auf das Weibchen niederlassen soll.

Überall sehen wir also im besonderen dem Männchen die aktive Rolle beim Zusammenfinden der Geschlechter zufallen, sein Organismus ist der regsamere, beweglichere, seine Sinnesorgane sind vollkommener. Dafür zum Schlusse noch ein anschauliches Beispiel. Das Licht einer mehrere Meter tief ins Meer versenkten elektrischen Lampe zog massenhaft Krebstiere aus der Ordnung der Amphipoden an, aber alle diese angelockten Tiere waren nur Männchen, und zwar von sechs verschiedenen Arten, unter ihnen fand sich nicht ein einziges Weibchen[51]. Größere Regsamkeit, Neigung zu weiterem und andauernderem Umherschweifen im männlichen Geschlecht mag mit höherer Empfindlichkeit der Sehorgane zusammen gewirkt haben, um dieses auffallende, für die hier diskutierten Zusammenhänge gewiß nicht uninteressante Ergebnis zu zeitigen.

Der Kontrektationstrieb führt Geschlecht zu Geschlecht der gleichen Art. Er ist nicht unfehlbar, er kann irren, auf Abwege geraten. Solche Abwege lassen gleiche Geschlechter zur Befriedigung des Detumeszenztriebes sich aufsuchen und in homosexuellen Akten sich vereinigen. Diese vollziehen sich dann stets jeweils unter genau den gleichen Formen, unter denen die normale Begattung geschieht. Männliche Schnecken der Gattung Littorina[52] benutzen andere männliche Artgenossen zur Einführung des Penis in die Mantelhöhle, männliche Tintenfische[53] (Loligo, Rossia) ergreifen andere Männchen und setzen in deren Mantelhöhle die Spermatophoren ab, Copepodenmännchen der Gattung Canthocamptus[54] nehmen gegenseitig die typische Klammerstellung des Paarungsaktes ein, Insektenmännchen[55] suchen in ihrer normalen Kopulationsstellung das Begattungsglied zwischen die Hinterleibssegmente der vergewaltigten gleichen Geschlechtsgenossen einzuschieben (Maikäfer), Vögel[55] des gleichen Geschlechtes kann man untereinander den Tretungsakt ausführen, gleichgeschlechtliche Säugetiere[55] sich bespringen sehen. Groß ist die Rolle der Homosexualität in der Psychopathia sexualis des Menschen[56].

Irrungen führen über den Kreis der Artgenossen hinaus. Zahlreich sind die Fälle, wo bei Käfern und Schmetterlingen Angehörige verschiedener Arten, Gattungen und selbst Familien in geschlechtlicher Vereinigung angetroffen worden sind[57]. Als Beispiele für verschiedene Arten könnten da aus zahllosen anderen heraus genannt werden Melolontha vulgaris mit Melolontha hippocastani, Harpyia vinula mit erminea, Biston pomonaria mit hirtaria; für verschiedene Gattungen Strophosomus coryli mit Sciaphilus asperatus, Phosphaenus hemipterus mit Lampyris noctiluca, Sphinx ligustri mit Smerinthus ocellatus, Agrotis baja mit Leucania pallens; für verschiedene Familien Donacia simplex mit Attelabus coryli, Epinephele janira mit Vanessa urticae oder gar Lymantria dispar mit Pieris brassicae. Nicht weniger auffällige Kombinationen haben Wirbeltiere geboten. Männliche Iguane (Iguana tuberculata) sah man sich begatten mit einem weiblichen Agamiden (Amphibolurus barbatus)[58], auf unseren Hühnerhöfen finden sich nicht selten Hühner- und Entenvögel in unnatürlichen Verbindungen zusammen, es kann solches Abirren im sexuellen Instinkt zu

förmlichen Gewohnheiten führen bei Säugetieren, die in Gefangenschaft oder als Haustiere gehalten werden. Pferd, Esel und Zebra vermischen sich in den verschiedensten Kombinationen, es paaren sich miteinander Löwe und Tiger. Ein männlicher Elch lebte in engster Gemeinschaft mit einer Kuh, die sich regelrecht von dem brünstigen Elch beschlagen ließ, ein ähnliches Verhältnis bestand zwischen einem gefangenen Wapitihirsch und einer Kuh[59]. Ziegenböcke begatten sich häufig mit Schafen[60], und es ist eine direkte Sitte mexikanischer Tierzüchter, weibliche Schweine zuerst durch einen Eber und nachher durch einen Widder decken zu lassen (Fig. 366), weil sie glauben, daß durch dieses Verfahren die spätere Nachkommenschaft — Quinos genannt — Eigenschaften des Widders imprägniert erhielte[61], eine Meinung, die auch dann, wenn man die nachträgliche Beeinflussung einer befruchteten Eizelle durch Samenfäden einer nachfolgenden Begattung für möglich hält, wissenschaftlich kaum haltbar ist. Denn alle diese unnatürlichen Verbindungen sind ja nur bei nahe verwandten Arten fruchtbar, von ihnen kennen wir zahlreiche Artbastarde. Paarungen zwischen Tieren entfernteren Verwandtschaftsgrades bleiben stets ergebnislos und so ist es auch ein Irrtum, wenn man in Chile glaubt, daß aus einer Vereinigung von Schafen und Ziegen eine besondere Mischrasse, die sog. „chabins" hervorgingen, letztere sind nichts anderes als eine durch gröberes Haarkleid ausgezeichnete Schafrasse[60].

Fig. 366. Widder in Paarung mit einem Schwein. (Aus Kohlbrugge[61].)

Alle diese Abirrungen sind aber schließlich doch nur seltene Ausnahmeerscheinungen, in der Regel führt eben der Kontrektationstrieb gegensätzliche Geschlechtsgenossen der gleichen Art zusammen. Diese aber dann unterschiedslos in alleiniger Anwendung der gegenseitigen sexuellen Anziehungskräfte, deren Mittel wir in den folgenden Kapiteln analysieren werden, nicht aber in Rücksicht auf irgendwelche verwandtschaftliche Grade. Es fehlt dafür dem sexuellen Trieb jeglicher Differenzierungssinn. Hemmungen körperlicher Art kann es natürlich nicht geben, treten wirklich Hemmungen auf, so müssen ihre Grundlagen ganz anderen Ursachen entstammen. Als solche Hemmungen könnten angeführt werden die Eheverbote menschlicher Gesellschaftsverbände, wie sie nicht nur die meisten Kulturvölker aufgestellt haben, wie sie auch bei zahlreichen Naturvölkern sich finden, mit am ausgesprochensten vielleicht bei australischen

Stämmen, wo jede Mischung innerhalb der Familiengruppen aufs strengste verpönt ist und somit allgemeine Exogamie besteht. Als ein Mittel, das in der freien Natur zur Verhütung von Paarungen zwischen nahen Verwandten besteht, darf wohl angesehen werden die Proterandrie, die bei getrennt geschlechtlichen Tierformen sich derart äußert, daß innerhalb der Gesamtheit einer Gruppe von Artgenossen die männlichen Individuen eher ihre Entwicklung vollenden als die weiblichen, mithin zeitlich früher auf dem Schauplatz ihrer Lebensbetätigung auftreten. Proterandrie findet sich bei Insekten, bei Schmetterlingen[62], sowie vor allem bei Hymenopteren[63], bei Bienen, Grab- und Schlupfwespen, bei Blattwespen. Die Differenzen in der Erscheinungszeit der Geschlechter betragen bei den Hymenopteren durchschnittlich acht Tage, können sich aber steigern bis auf drei Wochen, wie beispielsweise bei Eucera. Es ist ohne weiteres einleuchtend, daß die Männchen in dieser Zeit sich wohl zumeist so weit von ihrer Brutstätte entfernt haben, daß sie mit größerer Wahrscheinlichkeit nicht weiblichen Genossen der gleichen, sondern fremder Bruten begegnen werden. Mag diese Verhütung von Inzucht auch nicht das ursächliche Moment der Herausbildung der Proterandrie sein, mag ein solches Moment vielleicht eher in der physiologisch bedingten schnelleren Entwicklung des männlichen Geschlechts erblickt werden[64], die Wirkung als solche bleibt deshalb doch bestehen.

Eine ganz andere Frage ist es, ob einer solchen Wirkung irgendwelcher Sinn zukommt, ob, anders ausgedrückt, Inzucht wirklich schädlich ist. Der Ausfall zahlreicher, sicher begründeter Experimente verneint diese Frage. Die schärfste Form der Inzucht ist Selbstbefruchtung. Freilebende zwittrige Nematoden (Diplogaster maupasi) wurden über sechsundvierzig Generationen hinweg in steter Selbstbefruchtung weiter gezüchtet, ohne daß irgendwelche Schädigungen dadurch hervorgerufen worden wären[65]. Zu ähnlichen Ergebnissen führten fortgesetzte Kreuzungen zwischen nahen Verwandten bei getrennt geschlechtlichen Formen, bei einer Fliege, bei Drosophila ampelophila[66]. In jahrelang durchgeführter Geschwisterpaarung wurden bis zu fünfundsiebzig Generationen erzielt, deren Ausgangspunkt ein einziges Elternpaar war, es zeigte sich keinerlei schädliche Beeinflussung der Vitalität der Fliegen. Es wird das bestätigt durch Beobachtungen an menschlichen Gemeinwesen[67]. Es lebten die Mitglieder der Gemeinde Batz auf einer Halbinsel nördlich der Loire-Mündung oder die Bewohner der Insel Schokland im Zuidersee lange Jahre in solch völliger Abgeschlossenheit von der Umwelt, daß Ehen zwischen Blutsverwandten die Regel bildeten, trotzdem war ihr Gesundheitszustand stets ein vortrefflicher. Von Naturvölkern bieten ein Beispiel dieser Art die Baduwis von Westjava, die seit über vier Jahrhunderten in engster Blutsverwandtschaft leben und trotzdem den Charakter einer kräftigen Rasse sich bewahrt haben. Die Bataks auf Sumatra oder die alten Peruaner, bei denen Geschwisterheiraten vielfach Gesetz waren, wären in gleichem Sinn heranzuziehen.

Dem steht gegenüber eine zweite Reihe von Beobachtungen, durch welche ebenso offenbar eine schädigende Wirkung fortgesetzter Inzucht festgestellt worden ist. Diese Schädigung besteht zunächst in einer Minderung der Frucht-

barkeit. Eine solche trat auf in gewissen Zuchten der oben erwähnten Drosophila, sie war eine Folge der Inzucht beim Lindenschwärmer, Smerinthus tiliae[68], bei Arion empiricorum[69], bei Ratten[70], wo von der zwanzigsten Inzuchtgeneration an vierzig bis fünfzig Prozent der Paarungen unfruchtbar blieben, bei Mäusen[71], wo schon nach wenigen Generationen Geschwisterpaarungen zu hochgradiger Unfruchtbarkeit führten. Dazu können direkte Körperschädigungen treten. Sie äußern sich beim Lindenschwärmer in geringerer Größe, schwächerer Beschuppung, teilweiser Verkrüppelung der Falter, in erhöhter Sterblichkeit der Raupen, sie äußerten sich bei Ratten gleichfalls in geringerer Körpergröße, auffallender Hinfälligkeit, großer Sterblichkeit der Jungen. Haustiere liefern weitere Belege[72], Merinoschafe degenerieren bei reiner Inzucht, Schweine zeigen starke Störungen des Knochenwachstums; menschliche Gemeinschaften können den gleichen Weg gehen, die jüdische Karaitengemeinde in Halicz (Galizien), die seit Jahrhunderten engste Blutsverwandtschaft pflegt, zeigt einen sehr hohen Prozentsatz körperlich und geistig minderwertiger Mitglieder[73].

Die Gegensätze, wie sie in diesen beiden Gruppen von Beobachtungen und Versuchen zum Ausdruck kommen, finden darin ihre Erklärung, daß die Inzucht als solche keinerlei Schädigungen verursacht, daß sie aber sehr wohl in hohem Maße krankhafte Anlagen der Elternformen durch fortgesetzte Summation verstärkt und schließlich zu einem verhängnisvollen Gemeingut der gesamten Nachkommenschaft macht[74]. Fehlen solche krankhaften Anlagen einem Stamme, so werden sie auch durch die Inzucht nicht hineingetragen, und sind solche wirklich vorhanden, so gelangen sie zu schädlicher Wirkung in der Regel erst nach einer größeren Generationenreihe. Eine längere Folge streng abgeschlossener Verwandtenpaarungen wird aber in der Natur so leicht nicht eintreten, dem wirkt schon entgegen der stark ausgeprägte Zerstreuungssinn der meisten tierischen Individuengruppen, es bedarf also auch kaum besonderer Vorkehrungen in der Natur zur Verhütung solcher Vorkommnisse.

14. Kapitel

Die Formen der geschlechtlichen Annäherung, die Methoden der Bewerbung und der Gewinnung der Weibchen

II. Die Vermittelung sexueller Annäherung und Empfindung durch den Tastsinn

Gegenwirkung verstärkter Sinnesreize auf Hemmungen im Kontrektationstrieb. Anteil von Berührungsreizen am Zusammenfinden der Geschlechter bei Krebstieren und Spinnen. Einfluß solcher Reize auf den geschlechtlichen Erregungszustand: bei Landschnecken, bei Macropodus, bei Vögeln, Säugetieren, beim Menschen. Besondere Organe zum Hervorrufen von Berührungsreizen.

Unter der zwingenden Wirkung des Kontrektationstriebes streben die beiden Geschlechter zueinander. Diesem Zusammenstreben und schließlichen Sichfinden erwachsen aus den natürlichen Lebensverhältnissen der Tiere heraus mancherlei Schwierigkeiten. Es müssen räumliche Entfernungen überwunden werden, es muß der Aufenthaltsort des andersartigen Geschlechtsgenossen gefunden werden, er selbst muß als der richtige erkannt werden. Wie dem aktiv suchenden Teil für seine Tätigkeit mancherlei Hilfsmittel aus seiner Organisation heraus erstehen, haben wir im vorigen Kapitel erfahren, wir werden nun des weiteren zu untersuchen haben, welche Erleichterungen ihm von der mehr passiven Gegenseite für seine Bemühungen zuteil werden. Noch ein zweites kommt hinzu. Wir wissen aus den Erörterungen der letzten Kapitel ferner schon, wie vom männlichen Organismus vorzugsweise die Initiative ausgeht, er ist nicht nur der suchende Teil, er ist auch der Teil, dessen Begattungsbereitschaft eine beständigere, dauernde ist, während das Weibchen eine mehr abwartende, zögernde, ja schließlich gar widerstrebende Rolle spielt und diese Rolle vielfach nur für eine ganz beschränkte Zeit aufzugeben bereit ist. Daraus ergeben sich neue Hemmungen mannigfachster Art. Entgegen wirken allen diesen Hemmungen verstärkte Sinnesreize, Sinnesreize, die einseitig spezifisch geschlechtlich wirksam sind, ausgesandt werden von Organen oder Körperteilen, die ausschließlich im Dienste der Geschlechtlichkeit stehen und dann je nach ihren Sonderaufgaben bald beiden Geschlechtern, bald — und das ist das häufigere — nur dem einen zukommen.

Es können die ausstrahlenden Reize die verschiedensten Teile des gesamten Sinnesapparates treffen, in ihren Endzielen können sie entsprechend den eben erst fixierten Feststellungen zweierlei Art sein. Entweder erleichtern sie in ihrer Wirkung das Zusammenfinden und Erkennen der Geschlechter, dann gehen sie aus von geschlechtlichen Lock- und Erkennungsorganen; sie können dienen der Beseitigung von Hemmungen, die aus dem Widerstand des einen Geschlechts sich ergeben, dann liegen zugrunde sexuelle Erregungsorgane. Nicht selten sind die Reize gleichzeitig nach verschiedenen Richtungen hin wirksam, jetzt müssen wir ihrem Ausgangspunkt den Wert mehr allgemein sich betätigender geschlechtlicher Anziehungsorgane zuerkennen.

Anteil an dem Zusammenfinden der Geschlechter kann zunächst der Tastsinn haben. Seine Wirksamkeit wird häufig unter der vorherrschenden Betätigung höherer Sinne kaum erkannt werden können, ist aber immerhin in einer ganzen Reihe von Fällen einwandfrei darzutun. So zunächst bei Krebstieren. Cyclops-Männchen scheinen ihre Weibchen ausschließlich unter Vermittlung von Berührungsreizen zu erkennen[1]. Sie ergreifen zunächst jeden beliebigen, ihnen in den Weg kommenden Copepoden, verankern sich fest aber nur dann, wenn sie ein wirklich zugehöriges Weibchen erfaßt und unter dem Eindruck der dadurch empfangenen Berührungsreize als solches erkannt haben. Wird die Möglichkeit körperlicher Berührung zwischen beiden Geschlechtern ausgeschaltet, etwa durch Trennung vermittels feiner Gaze, so bleiben sie gegeneinander völlig indifferent. Ganz ähnlich verhält sich die Amphipodengattung Hyalella[2]. Hier läßt sich sogar die Art, wie die Berührung im einzelnen wirkt, direkt analysieren. Kommt da ein Männchen mit einem Weibchen in Kontakt, so greift das Männchen sofort zu, während das Weibchen sein Abdomen stark zusammenkrümmt und eine abwartende passive Haltung einnimmt. Diese beiden verschiedenartigen Reaktionen der Geschlechter führen zur sicheren normalen Vereinigung. Treffen zwei Weibchen zusammen, so nehmen sie beide gleichzeitig die abwartende Haltung ein und werden so alsbald wieder geschieden. Geraten zwei Männchen aneinander, so gibt es eine lebhafte ergebnislose Balgerei, da beide zugreifen, aber keines sich greifen lassen will. Allein diese eigenartige, für beide Geschlechter spezifische Reaktion auf Berührung vereint hier die Geschlechter, es spielt weder der Gesichtssinn irgendeine Rolle, da geblendete Männchen sehr bald gleichfalls ein Weibchen finden, noch auch der Geruchssinn, da auch Abschneiden der Antennen sie nicht irgendwie darin behinderte. Im Einklang damit ignorieren sich beide Geschlechter völlig, wenn ihnen in ähnlicher Weise, wie es oben von Cyclops angegeben wurde, eine Berührung unmöglich gemacht wird.

Selbst bei den hochstehenden dekapoden Krebsen kann einzig und allein der Tastsinn die Geschlechter zusammenführen. Zur Paarungszeit zeigen die Männchen von Cambarus[3] eine große Regsamkeit, sie fallen unterschiedslos, jede höhere Sinnesbetätigung vermissen lassend, alle Individuen ihrer Art und selbst fremder Arten an und suchen sie durch Umdrehen in die Begattungsstellung (vergl. S. 159) zu bringen. Selbst tote Tiere bleiben von ihren Angriffen nicht verschont. Haben sie endlich ein richtiges Weibchen getroffen, dessen Auffinden

also ganz und gar dem tastenden Zufall überlassen war, und hält dieses dem Männchen still, indem es unter dem Einfluß der männlichen Berührung in eine Art völlig passiven hypnotischen Zustandes verfällt, so kommt das Männchen dann schließlich zum Ziel. Erfahrungen des Gefühlssinnes führen endlich auch die Geschlechter der meisten Taschenkrebse (Callinectes, Carcinus, Cancer) zusammen[4].

Außerordentlich bedeutsam ist der Tastsinn für das Zusammenfinden der Geschlechter bei zahlreichen Spinnentieren. Zwar gibt es hier nicht wenige — wir werden ihre nähere Bekanntschaft noch machen—, in deren Geschlechtsleben höhere Sinne, zumal Gesichtssinne, eine ausgiebigste Rolle spielen, andere aber werden geleitet einzig und allein durch ihren Tastsinn. Das gilt zunächst für die primitiveren Typen der Vogelspinnen, von denen beispielsweise das Männchen der in Erdhöhlen hausenden texanischen Dugesiella hentzi so lange umherstreift, bis es in unmittelbarer Berührung mit einem Weibchen zusammenstößt, alsdann dasselbe lebhaft mit seinen Vorderbeinen beklopft und schließlich, falls das Weibchen sich willfährig zeigt, die Samenübertragung vollzieht[5]. In noch höherem

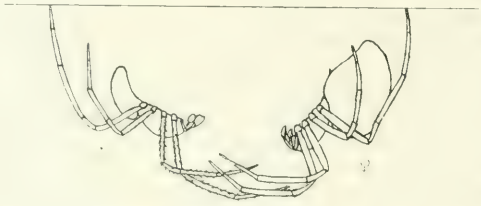


Fig. 367. Im Vorspiel der Begattung begriffenes Pärchen von Epeira. (Nach Gerhardt[6].)

Maße betätigen sich Tastsinne und Berührungsreize bei den Netzspinnen[6]. Wenn da etwa ein Männchen von Epeira an das Radnetz eines weiblichen Artgenossen herangekommen ist, so errichtet es zunächst eine Verbindungsbrücke zu diesem Netz hin in Form eines starken Fadens und sucht dann durch ruckhaftes Zerren an diesem Faden die Aufmerksamkeit des Weibchens auf sich zu lenken. Das geschieht in der Regel sehr bald. Läßt das Weibchen dabei Angriffsabsichten vermissen, so nähert sich ihm das Männchen weiter unter ständigem rhythmischen Klopfen des Hinterleibes und aufgeregtem Zappeln der Beine, pausiert in völliger Ruhe, bis jetzt das Weibchen mit den vorderen Fußpaaren zuckende Bewegungen ausführt, reagiert darauf mit erneutem Zappeln und rückt so schließlich an das Weibchen bis zur körperlichen Berührung heran. Jetzt setzt ein wirkliches Betasten und Streicheln des still herabhängenden weiblichen Körpers ein (Fig. 367), in dessen Gefolge nach kürzerer oder längerer Zeit endlich die Paarung erfolgt. Das ist die typische Annäherungsform der Geschlechter bei diesen Netzspinnen, vielleicht vermag ein zweites Beispiel, das der Filistata insidiatrix, noch eindringlicher die ausschließliche Betätigung von Tastsinnen bei diesem Verfahren der Annäherung und Werbung darzutun. Berührt da ein suchendes Männchen die

Netzfäden eines Weibchens, so beginnt es wiederum mit seinen Vorderbeinen heftig an denselben zu zupfen. Das in einer besonderen Wohnröhre sitzende Weibchen erwidert sofort das Zupfen und dieses Wechselspiel kann eine volle halbe Stunde dauern, bis endlich das Weibchen hervorkommt und die eigentliche Paarung stattfindet. Da beide Geschlechter sich hier überhaupt nicht sehen — das Weibchen sitzt ja während der ganzen Zeit des Vorspiels versteckt in seiner Wohnröhre —, so muß hier ganz ohne jeden Zweifel die Gesamtheit der ausgetauschten Gefühlsäußerungen durch den Tastsinn vermittelt worden sein. Und was bei den Netzspinnen von besonderem Interesse ist, es vermag der Tastsinn selbst aus weiterer Entfernung in Aktion zu treten.

Berührungsreize führen zum Erkennen der Geschlechter, sie leisten noch mehr, sie übermitteln die Geschlechtsbereitschaft des suchenden und werbenden Männchens und übertragen diese schließlich bei beharrlicher Anwendung auf

Fig. 368. Zwei Weinbergschnecken im Vorspiel der Begattung. (Nach Meisenheimer[7].)

das Weibchen, üben also zugleich auch einen sexuell erregenden Einfluß aus. Schärfer voneinander abzugrenzen sind diese Wirkungen im einzelnen weder bei Krebsen noch bei Spinnentieren, sie konzentrieren sich ganz auf deren zuletzt genannte zweite Hälfte bei den zwittrigen Landschnecken. Zwei brünstige Weinbergschnecken[7] begegnen sich, richten sich an ihren einander zugekehrten Fußflächen empor, beginnen ein häufig wiederholtes, immer intensiver sich gestaltendes Vorspiel steten Hin- und Hergleitens der fest zusammengepreßten Fußflächen, unausgesetzten Betastens und Beleckens der Mundpapillen (Fig. 368) und steigern so die gegenseitige sexuelle Erregung in einer ganz offensichtlich sich darbietenden Form bis zur Entfaltung der Kopulationsorgane und bis zu deren endlichen Vereinigung. Noch intensivere Grade erreicht das bei Nacktschnecken, bei Limaciden[8], deren Körper sich in inniger Berührung umkreisen und umschlingen, deren Liebkosungen zu förmlichem Beißen werden, zum Heraus-

reißen ganzer Hautstücke führen. Auch dieser Erregungseinfluß kann durch Fernwirkung ausgeübt werden, bei Macropodus viridiauratus, einem beliebten Zierfisch[9]. Im Liebesspiel entfaltet da das Männchen vor seinem Weibchen zunächst seine prächtigen Farben, verbindet aber mit dieser Schaustellung eigenartige ruckförmige Stoßbewegungen, die direkt auf das Weibchen loszielen, nie aber bis zur wirklichen Berührung führen. Trotzdem wird das Weibchen den

Fig. 369. Damwild in der Brunstzeit unmittelbar vor dem Beschlag. (Nach einer Photographie von Pfaff aus Meerwarth und Soffel[11].)

Reiz dieser Spielbewegungen, dieser rhythmischen Kraftäußerungen des Männchens wahrzunehmen imstande sein, mit Hilfe seiner Seitenorgane, deren Sinneszellen ja ganz allgemein auf die Perzeption von Wellenbewegungen des Wassers eingestellt sind.

Der Einfluß der Berührungsreize auf den Grad der geschlechtlichen Erregung, ihre die gegenseitige Hingabe der Geschlechter fördernde Wirkung gewinnt schließlich aber wohl den anschaulichsten Ausdruck in den Liebkosungen, wie sie die Geschlechter der hochstehenden Wirbeltierklassen, der

Vögel und Säugetiere einander erweisen. Allgemein bekannt sind die schnäbelnden Zärtlichkeiten, mit denen die gepaarten Geschlechter vieler Vögel unmittelbar vor der Begattung sich begegnen. Noch unmittelbarer berühren die vertrauten Liebkosungen, mit welchen die Geschlechter der Säugetiere das Begehen des Begattungsaktes einleiten. Eine einzige bildliche Darstellung mag eindringlicher als weitere Worte[10] die Betätigung und Wirkung solcher Berührungsreize dartun (Fig. 369). Nun, und auch im menschlichen Geschlechtsleben spielen solche Reize ja eine bedeutsame Rolle, ihre Analyse ist vielfach wissenschaftlich versucht worden[12], ihre reale Systematisierung wohl nirgends konsequenter durchgeführt worden als in dem bereits früher einmal zitierten indischen Lehrbuch der Liebe[13], wo ganze Kapitel ausschließlich den Umarmungen und Küssen, der Anwendung von Schlägen, Nagelwunden und Zahnbissen im Dienste der Liebe gewidmet sind. Überall begegnen uns im Völkerleben Anzeichen einer bedeutsamen erotischen Betätigung der Hautsinne[14], ein recht drastischer Fall von der Anwendung unmittelbarster und gröbster sexueller Berührungsreize bei Naturvölkern mag hier noch angeführt werden. Die Weiber einiger Volksstämme aus dem Südosten Deutsch-Ostafrikas, der Wajao und der Makua, zeigen die untere Rumpfhälfte, Genitalgegend und Oberschenkel von Ziernarben überzogen, sie selbst geben als deren Sinn an, daß es für den Mann ein höheres Wollustgefühl bedeute, mit der Handfläche eine derart genarbte Hautoberfläche streichelnd zu überfahren als eine glatte[15].

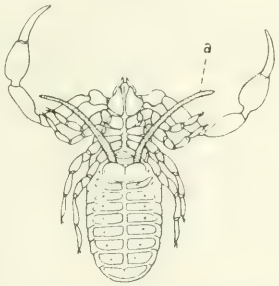


Fig. 370. Männchen von Chelifer latreillii, von der Ventralseite, mit ausgestreckten widderhornartigen Organen (a). (Nach Krw[16].)

Besondere Organe stehen der Ausübung von Berührungsreizen im allgemeinen nicht zur Verfügung, wenn wir absehen von den mechanischen Reizorganen, deren Tätigkeit aufs engste verknüpft ist mit der Ausführung der Begattung. Von jenen Reizempfindungen überleiten zu den hier besprochenen können wohl solche, die ausgehen müssen von den eigenartigen Reizkörpern gewisser Nacktschnecken. Es dürfen diese Reizkörper (vergl. S. 345) wohl als spezifische Organe zur Erweckung von sexuellen Berührungsreizen etwas allgemeinerer Art schon angesprochen werden, sonst ist nur weniges dieser Art zu finden. Vielleicht gehören in diesen Zusammenhang die eigentümlichen zylindrischen oder widderhornartigen Organe der Männchen eines Spinnentieres, des Chelifer latreillii[16]. Hier liegen im Außenbereich der männlichen Genitalöffnung hohle Auswüchse der Körperwand, die im Ruhezustand eingezogen, zu anderen Zeiten durch Blutdruck geschwellt und weit vorgestreckt werden können (Fig. 370). Weder ihre morphologische Stellung — man hat sie als umgebildete Atmungsorgane gedeutet — noch ihre physiologische Funktion ist bis jetzt hinreichend geklärt. Sicher beobachtet ist nur, daß diese Hörner oder Schläuche während der eigenartigen Hin- und Herbewegungen, wie sie die einander gegenüber

stehenden Geschlechter der Pseudoskorpione beim Absetzen und Aufnehmen der Spermatophore ausführen (vergl. S. 127), daß während dieser Vorgänge die Hörner unter Zeichen stärkster Erregung von seiten des Männchens ständig weit ausgestreckt und wieder eingezogen werden. Wie weit sie dabei einen wirklichen

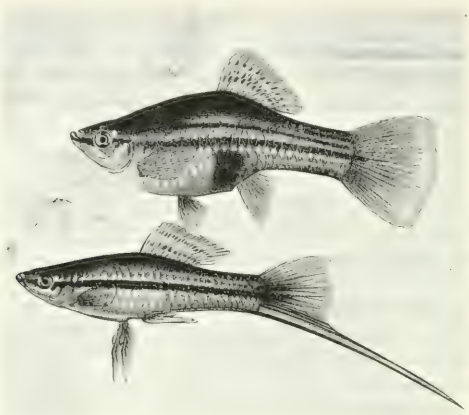


Fig. 371. Männchen (unten) und Weibchen (oben) von Xiphophorus helleri. (Aus Brehms Tierleben[18].)

Berührungsreiz dem weiblichen Körper zufügen, war freilich nicht klar zu erkennen.

Als Reizorgan scheint ferner der eigenartige schwertförmige Fortsatz der Schwanzflosse des Männchens von Xiphophorus (Fig. 371) zu dienen, insofern der Fisch mit diesem Fortsatz während seines Liebesspiels nach der Urogenitalpapille des Weibchens stößt, also zweifellos einen mechanischen sexuellen Berührungsreiz damit hervorzubringen imstande ist[17].

15. Kapitel

Die Formen der geschlechtlichen Annäherung, die Methoden der Bewerbung und der Gewinnung der Weibchen

III. Die Produktion und Verwendung von Schmeck- und Riechstoffen im Dienste der geschlechtlichen Annäherung

Sexuelle Wirkung von Geschmacksreizen, bei Nacktschnecken, bei Grillen und Laubheuschrecken. Geruchsreize als Vermittler der Geschlechtererkennung in wechselseitiger Wirkung. Moschusdrüsen der Krokodile. Zweifelhafte sexuelle Bedeutung von Riechstoffen der Bürzeldrüse einiger Vögel. Weite Verbreitung von Drüsenorganen als Erzeuger sexuell wirksamer Riechstoffe bei Säugetieren beiderlei Geschlechts: Präputialdrüsen der Nagetiere, perineale Zibetdrüsen der Viverriden, Analdrüsen der Raubtiere, Violdrüse der Füchse, Rumpfdrüsen bei Dicotyles, bei Spitzmäusen, das Achselhöhlenorgan des Menschen und der Menschenaffen, Brunstdrüsen der Huftiere im Bereiche der Kopf- und Gesichtsregion. Geruchsreize dienend der Anlockung der Männchen, einseitig wirkend von Weibchen auf Männchen, auftretend in besonders ausgeprägtem Maße bei Schmetterlingen. Deren abdominale Drüsenorgane weiblichen Besitzes in ihrer Morphologie und sexuellen Wirkungsform. Geruchsreize von rein geschlechtserregender Wirkung, einseitig wirkend von Männchen auf Weibchen. Entsprechende Drüsenorgane männlicher Wassersalamander, die Moschusdrüsen der Moschustiere, die Rumpf- und Gesichtsdrüsen männlicher Fledermäuse. Duftdrüsen männlicher Blattiden und Phryganiden. Duftapparate männlicher Schmetterlinge, ihre Morphologie und Physiologie, die biologische Verwendung ihrer Riechstoffe. Spezifische Gerüche des weiblichen Körpers.

Ein ähnlich eingeengter Wirkungskreis, wie er den Berührungsreizen zukommt, ist auch für Geschmacksreize von vornherein anzunehmen, er wird bei ihnen noch weiter beschränkt durch die begrenzte Einstellung der Geschmacksorgane auf die Kontrolle von Nahrungsstoffen. Sehr unbedeutend ist daher die Rolle, welche solche Reize im Geschlechtsleben der Tiere spielen. Mir sind eigentlich nur zwei Fälle bekannt, wo ganz offenbar ein mit der Aufnahme besonderer Schmeckstoffe in die Mundhöhle verbundener Geschmacksreiz eine geschlechtlich erregende Wirkung ausübt. Der eine Fall betrifft die zwittrigen Nacktschnecken, anziehender Schmeckstoff ist für sie ihr Schleimsekret. Als typisches Beispiel kann unsere gewöhnliche Wegschnecke, Arion empiricorum, gelten[1]. Begegnet

da ein brünstiges Individuum einem Artgenossen, so beginnt es alsbald lebhaft dessen hinteres Fußende zu belecken. Hier liegt eine besondere Drüse, die zur Paarungszeit sehr beträchtlich an Umfang zunimmt, eine erhöhte Schleimsekretion aufweist. Auf ihr Sekret ist es abgesehen, und es wird eifrig in Massen verschlungen. Ist der Partner in der gleichen Geschlechtsverfassung, so sucht er des gleichen Genusses teilhaftig zu werden, er dreht sich um und beleckt nun seinerseits die Fußdrüse des Genossen. Da beide Schnecken dabei in ständiger Bewegung bleiben, so ergibt sich aus dem wechselseitigen Streben eine Kreisbewegung, welche die Schneckenkörper immer enger aneinander und schließlich in die eigenartige Stellung hineinführt, in der die Paarung ausgeführt wird (vergl. Fig. 165, S. 186).

Fig. 372. Pärchen von Oecanthus pellucens in der Stellung, in der das obenauf sitzende Weibchen den Rücken des unter ihm befindlichen Männchens beleckt. (Nach Gerhardt, 1914[2].)

Der zweite Fall findet sich bei Laubheuschrecken und Grillen[2]. Die sonderbare Begattungsstellung dieser Insekten ist früher (vergl. S. 178ff.) schon ausführlich behandelt worden, sie wird dadurch eingeleitet, daß das Weibchen den Rücken des Männchens besteigt, in diesem Vorhaben vom Männchen bereitwilligst unterstützt, und daß es dann die männliche Rückenfläche etwa an der Grenze zwischen Thorax und Abdomen lebhaft beleckt (Fig. 372). Hier liegt eine besondere Drüse, die bei den Locustiden, wie etwa bei Diestrammena marmorata, ein einfaches feuchtglänzendes Drüsenfeld darzustellen scheint, bei Gryllideu dagegen einen außerordentlichen Umfang annehmen kann. Am besten bekannt ist sie von unseren Wiesengrillen, der Gattung Oecanthus[3]. Sie hat hier ihren Sitz in der Mitte des Metanotums und besteht aus drei Systemen von Drüsengruben (Fig. 373). Die vordere Grube stellt eine nur seichte unpaare Vertiefung dar und trägt zu beiden Seiten mächtige Büschel kolbenförmiger Drüsen-

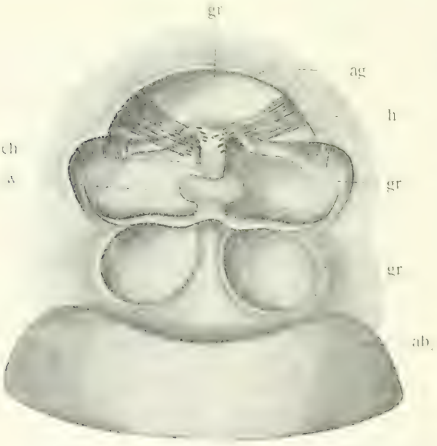


Fig. 373. Die Thorakaldrüse des Männchens von Oecanthus pellucens, von oben gesehen. (Nach v. Ex- [illegible]) ab_1 erstes Abdominalsegment, ag Drüsengang, ch Chitinleiste zwischen den beiden Mittelgruben, g_1 [illegible] die drei Systeme von Drüsengruben, h Haarbüschel, w Warzenfortsatz zwischen den beiden Mittelgruben.

haare, es folgen dann zwei sehr tiefe behaarte Mittelgruben und zwei gleichfalls mit Haaren besetzte Hintergruben. Die Gruben dienen zum Aufsammeln eines Sekretes, welches als Produkt zahlreicher Drüsenschläuche durch drei Paare von Sammelgängen in sie hinein ergossen wird. Und dieses Sekret wird nun dem Weibchen dargeboten und von ihm begehrt, es findet sich sogar im Bereiche der Drüse ein besonderer Halteapparat für seine Mundwerkzeuge in Form eines warzenförmigen Fortsatzes zwischen den beiden Mittelgruben. Wiederholt verschafft sich das Weibchen diesen ihm offenbar sehr angenehmen Gaumengenuß, stets von neuem vom Männchen dazu aufgefordert, bis es dann schließlich nach mehrmaligem Auf- und Absteigen zur eigentlichen Begattung bereit ist. Aber auch während und nach der Begattung fährt das Weibchen im Belecken dieser Drüse fort, und beim Nachher mag die Anziehungskraft des Sekretes das Weibchen wohl vom vorzeitigen Verzehren der aufgenommenen Samenkapsel abhalten, dem daraus abfließenden Samen also ein weiteres Schutzmittel sein (vergl. S. 278). Indessen ist das sicher nur eine Nebenfunktion, in erster Linie dient das Sekret ganz offenbar dazu, durch die starke Anziehung, welche es auf das weibliche Geschlecht ausübt, dasselbe zum männlichen Tier hinzuziehen, es seinen Wünschen zugänglicher zu machen. Den weiblichen Tieren selbst fehlt jegliche Spur einer solchen Drüse.

Unvergleichlich viel ausgedehnter muß der Wirkungskreis von Riechstoffen sein. Bei ihnen handelt es sich ja um feinste Stoffteilchen, die von ihrem Bildungsherd aus auf weite Entfernungen hin ausgesandt über diese Entfernungen hin ein adäquates Sinnesorgan reizen und damit eine Reaktion des reizwahrnehmenden Organismus veranlassen können. Sitz und Ausgangspunkt tierischer Gerüche sind fast stets besondere Drüsenorgane. Den von ihnen erzeugten Riechstoffen und den durch diese hervorgerufenen Geruchsreizen kommt im Rahmen der Gesamterscheinungen des Geschlechtslebens eine recht verschiedene Aufgabe zu. Es können zunächst bestimmte Gerüche, bezüglich die in Form von Drüsenorganen morphologisch präzisierten Bildungsherde derselben der Gesamtheit der Individuen einer Art angehören, ihre biologische Bedeutung besteht dann einfach darin, die Angehörigen einer Art zusammenzuführen, das Erkennen der Artgenossen untereinander zu erleichtern. Solche Gerüche werden aber dann aus Arterkennungsmerkmalen zu Geschlechtserkennungsmerkmalen, wenn sie zur Paarungszeit in besonderer Stärke auftreten, wohl auch gewisse Nuancierungen, je nach ihrer Beziehung zum männlichen oder weiblichen Organismus erkennen lassen. Die zugehörigen Drüsenorgane kommen stets in diesen Fällen beiden Geschlechtern zu.

Es sind vor allem Wirbeltiere, für welche vielfach diese Form der Verwendung von Riechstoffen gilt. In ausgesprochenstem Maße zunächst bei Krokodilen[1]. Beide Geschlechter lassen zur Paarungszeit weithin einen intensiven Geruch nach Moschus ausströmen. Derselbe entstammt zwei Systemen paariger Drüsenorgane. Das eine hat Beziehungen zur Kloake, in deren Binnenraum die ovalen bis elliptischen Drüsenkörper jederseits durch eine schlitzförmige Spaltöffnung münden (Fig. 374). Der Drüsenkörper selbst ist von einem vielfach verzweigten

Kanalsystem erfüllt, dessen auskleidende Schleimhaut unter Abstoßung ihrer Zellelemente das schmierig breiartige, stark riechende Sekret liefert. Es mag dieses Sekret neben seiner sexualbiologischen Funktion wohl, wie man vermutet hat, gleichzeitig dazu dienen, den Kloakenräumen für das Passieren der Exkremente die notwendige Schlüpfrigkeit zu erhalten. Als rein geschlechtliches Duftorgan muß aber das zweite Drüsenpaar gedeutet werden, das als Kieferdrüsen in der Nähe der Mundwinkel gelegen ist, äußerlich kenntlich durch einen langen Schlitz jederseits am hinteren Innenrand der Unterkiefer (Fig. 375 A). Der Drüsenkörper ist ähnlich gebaut wie bei den Kloakendrüsen, umschlossen ist er von einem starken Muskelmantel, dessen Kontraktion die eigentliche Mündung der Drüse in Form eines schief abgestutzten Kegels aus dem Längsschlitz vortreten läßt (Fig. 375 B). Das zerfallende, fettig degenerierende Drüsenepithel liefert das gleiche breiartige und stark nach Moschus riechende Sekret, wie es die Kloakendrüsen produzieren.

Fig. 374. Medianschnitt durch eine Kloakendrüse von Crocodilus madagascariensis. (Nach Voeltzkow[4].) a Drüsenausführgang.

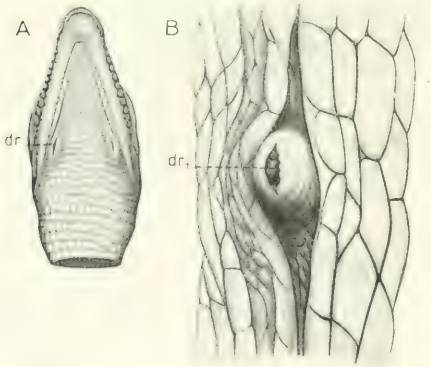


Fig. 375. Kieferdrüse von Crocodilus madagascariensis: A Lage der Mündungsschlitze (dr) auf der Unterseite des Kopfes an einem eben ausgeschlüpften jungen Tier; B ein Mündungsschlitz mit halb vorgestülpter Drüse (dr_1) vom erwachsenen Tier. (Nach Voeltzkow[4].)

Wie weit dem Sekret der mannigfachen Drüsenorgane, die bei anderen Reptilien in der Umgebung der Kloake beschrieben worden sind[5], eine biologische Bedeutung für das Geschlechtsleben zukommt, ist nach dem, was bisher darüber bekannt gegeben ist, schwer zu entscheiden. Für Schlangen wird insbesondere das Produkt zweier in die Kloake mündender Analsäcke als eine dicke, teils flüssige, teils krümlige Masse von durchdringendem widerlichen Geruch beschrieben, die wohl zum Anlocken der Geschlechter dienen mag[6]. Doch ist alles recht wenig durch biologische Beobachtungen gestützt. Die gleiche Unsicherheit herrscht hinsichtlich der Deutung der Riechstoffe von Vögeln[7]. Wenn da überhaupt Riechstoffe produziert werden, so ist ganz offenbar die

Bürzeldrüse (Glandula uropygialis) deren Bildungsort. Stark durchdringenden Geruch dieser Herkunft entwickeln beispielsweise Upupa epops, Merops apiaster, Alcedo ispida, doch ist es mehr als fraglich, daß dieser Geruch irgendwie eine Rolle im Geschlechtsleben spielt. Allein darf dies vielleicht angenommen werden für die Moschusente (Cairina moschata), die einen moschusartigen Geruch von sich gibt, der besonders im Frühjahr zur Paarungszeit auffällig hervortritt.

Um so klarer und einwandfreier kennzeichnen Riechstoffe als Produkte drüsenartiger Organe sich in ihrer hochbedeutsamen Rolle für das Zusammenfinden der Geschlechter bei den Säugetieren. Der Abscheidung von Riechsekreten dienen zunächst Drüsenorgane aus der unmittelbarsten Umgebung der Genitalregion. Dem Bereich der Begattungsorgane selbst gehören noch an die sog. Bibergeilsäcke des Bibers (Castor fiber)[8]. Beim Männchen stellen ihre umfangreichen birnförmigen Drüsenkörper Präputialdrüsen dar, sind also Anhänge des Präputiums, in welches sie sich unmittelbar öffnen; beim Weibchen münden sie in die Vagina, sind auch hier noch mächtige Drüsensäcke, lassen aber im Inneren das sezernierende Drüsenepithel sehr bedeutend zurücktreten. Zur Brunstzeit schwellen sie zu besonderer Stärke an, es steigert sich ihre Tätigkeit beträchtlich, ihr Produkt ist das Bibergeil oder Castoreum, eine in frischem Zustand leicht gefärbte, später stark nachdunkelnde, sirupartige Masse von durchdringendem, aber eher aromatischen, als stinkenden Geruch. Die anlockende Wirkung auf die Geschlechter ist eine große, es dient das an bestimmten Stellen auf den Boden abgesetzte Bibergeil förmlich als Wegweiser zur Kennzeichnung der Fährte des Geschlechtsgenossen. Entsprechende Drüsenorgane treffen wir ein zweites Mal an bei der Bisamratte (Fiber zibethicus)[9]. Sie liegen hier zwischen äußerer Haut und Muskeldecke der Bauchwand, ziehen sich verjüngend nach hinten und münden schließlich in den Präputialschlauch aus (Fig. 376). Sie sind hier gar nichts weiter als übermächtig entwickelte Talgdrüsenkomplexe der Vorhaut und treten in beiden Geschlechtern auf, wenn auch beim Weibchen in schwächerer Ausbildung. Ihr Absonderungsprodukt besteht in einer öligen Flüssigkeit, die einen überaus intensiven Geruch nach Zibet ausströmt. Es finden sich im übrigen Präputialdrüsen auch noch bei zahlreichen anderen Nagetieren, sie liefern auch hier stark riechende Sekrete, doch dienen diese wohl vorzugsweise zum Schlüpfrigmachen der Genitalwege für die Kopula und zu ähnlichem[8].

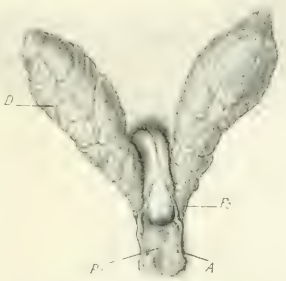


Fig. 376. Präputialdrüsen der männlichen Bisamratte (Fiber zibethicus). (Nach Reisinger[9].) A Mündungsstelle der Drüse, D Drüsenkörper, Pe Penis, Pr. Vorhaut.

In einem nur mehr räumlichen Zusammenhang mit der Genitalregion

stehen die Zibetdrüsen der Zibetkatzen und Ginsterkatzen[10]. Sie gehören ihrer Lage nach dem Perineum an, das heißt dem Raum, der zwischen After und Geschlechtsöffnung sich einschiebt (Perinealdrüsen). Beim Männchen der Zibetkatze (Viverra civetta) bilden sie zwischen Penis und Hodensack eine mäch-

Fig. 377. Perinealregion einer männlichen Zibetkatze (Viverra civetta) in Seitenansicht. (Nach Chatin[8].) af After, dr Zibetdrüse, p Penis, sc Hodensack.

tige, durch einen medianen Längsspalt in zwei Hälften zerlegte Auftreibung (Fig. 377), die bei anderen Formen, wie etwa der Ginsterkatze (Genetta tigrina), nur als eine niedere Hautfalte ausgeprägt sein kann. Das Ganze hat eine gewisse Ähnlichkeit mit einer Vulva, weshalb man die Tiere wohl früher gelegentlich für Hermaphroditen gehalten hat. Der Name des malaiischen Palmenrollers, Paradoxurus hermaphroditus, erinnert noch daran. Im weiblichen Geschlecht nimmt die Drüse den gleichen Perinealraum ein, sie dehnt sich hier direkt zwischen After und Vulva aus (Fig. 378). Die Drüsenkörper selbst stellen bei der Zibetkatze mächtige Massen von unregelmäßig nierenförmiger Gestalt dar, die von beiden Seiten her in der Mediane sich eng berühren. Ihr Sekret wird durch einen umhüllenden Muskelmantel in einen tiefen Hautsack gepreßt und dieser ist es dann, der durch den beschriebenen äußeren Hautspalt nach außen mündet. Bei der Ginsterkatze ist die äußere Sammeltasche durch eine vertiefte, mit seitlichen Ausbuchtungen versehene Hautfalte ersetzt (Fig. 378), daher das Ganze äußerlich viel weniger hervortritt. Das Sekret bildet in frischem Zustand eine weiße schaumartige Masse von butterartiger Konsistenz, bräunt aber später unter gleichzeitiger Verhärtung nach. Es ent-

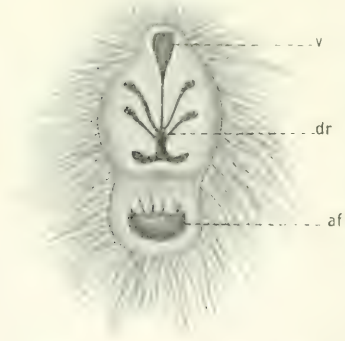


Fig. 378. Perinealregion einer weiblichen Ginsterkatze (Genetta tigrina) in Ventralansicht. (Nach Mivart[10].) af After, dr Zibetdrüse, v Vulva.

wickelt einen charakteristischen, mit Moschus und Bisam verwandten Geruch, der bei den Zibetkatzen beträchtlich durchdringender ist als bei den Ginsterkatzen.

Sehr zweifelhaft ist es, ob die Analdrüsen der Raubtiere ganz allgemein hierher zu rechnen sind[11]. Dieselben liegen zu mehreren im Umkreis des Afters, an dessen Rand sie ausmünden, und produzieren ein breiartiges, mehr oder weniger heftig stinkendes Sekret, das durch den Druck der Aftermuskulatur ausgepreßt werden kann. Die Bedeutung des Sekrets scheint eine recht verschiedenartige zu sein, es mag die Geschmeidigkeit der Wand des Enddarms erhalten, es mag zur Verteidigung und zu manchen anderen Zwecken dienen. Beziehungen zum Geschlechtsleben scheinen zumeist nicht zu bestehen, mir steht nur eine Beobachtung an Hyänen zur Verfügung, die darauf hindeutet[12]. Ein Pärchen von Hyaena crocuta trieb vor der Begattung ein eigenartiges Spiel, darin bestehend, daß Männchen wie Weibchen an einer beliebig gewählten, etwas erhöhten Stelle des Bodens aus dem weit vorgestülpten Enddarm flüssige Sekrete absetzten, diese Stelle in ständigem Wechsel beschnüffelten und von neuem befeuchteten, dabei eine stetig sich steigernde geschlechtliche Erregung wechselseitig hervorriefen. Das Sekret entstammte ganz zweifellos den Analdrüsen.

Die Beziehungen zur Genitalregion können völlig gelöst sein, und es kann der Rumpf ganz allgemein der Träger von Duftdrüsen werden. So liegt beim Fuchs auf der Dorsalfläche des Schwanzes, etwas von dessen Wurzel entfernt, die sog. Violdrüse als eine dunkler erscheinende, spärlicher behaarte erhabene Hautstelle, deren tiefere Cutislagen ganz von dicht gedrängt stehenden Haarbalgdrüsen erfüllt sind. Bei einem Druck auf die Drüse tritt die gelbe fettähnliche Sekretsubstanz aus, deren Geruch man mit dem der Violwurzel (der getrockneten und geschälten Wurzel von Iris germanica) verglichen hat. Beide Geschlechter weisen den Besitz der Drüse auf, doch ist sie bei den Männchen stärker entwickelt als bei den Weibchen, zugleich ist ihre sekretorische Tätigkeit zur Brunstzeit im Februar eine größere als sonst, wodurch der Zusammenhang mit dem Geschlechtsleben sich direkt erweist. Auch beim Eisfuchs (Canis lagopus) ist eine solche Violdrüse nachgewiesen, sie findet sich auch noch beim Wolf, scheint aber bei letzterem bereits in Rückbildung begriffen zu sein, beim Haushund fehlt sie ganz[13].

Bei den amerikanischen Schweinen der Gattung Dicotyles[14] liegt eine ähnliche Drüse auf dem Rücken in der Beckengegend. Ihre Grundlage bildet ein länglich ovaler Drüsenkörper, der aus azinösen und tubulösen Drüsen zusammengesetzt ist und auf einer zitzenförmigen Erhebung nach außen führt. Im Ruhezustand ist die Drüse völlig unter den langen borstenartigen Haaren des Rückens versteckt, ein öliger Fleck markiert allein ihre Gegenwart. In einer ruckartigen Bewegung vermag aber das Tier die Borsten an dieser Stelle zu sträuben, der fast haarlose Drüsenkörper wird dabei entblößt und aus seiner Mündungspapille ein Sekrettropfen ausgepreßt. Das Sekret ist milchartig weiß und verbreitet einen intensiven Moschusgeruch. Seine Bedeutung für das Geschlechtsleben ist eine ganz unzweifelhafte, häufig sieht man die Geschlechter

dicht aneinander gedrängt sich mit den Köpfen gegenseitig das Sekret ausreiben. Unterschiede zwischen beiden Geschlechtern sind kaum nachweisbar. Eine Rückendrüse findet sich ferner noch bei den Hyraciden[15], unter einer kahlen, von einem Büschel eigenartiger Haare umschlossenen Hautstelle von spindelförmiger Gestalt liegt hier ein Bündel vergrößerter Hautdrüsen, die bei den Männchen von Dendrohyrax ein Sekret von bisamartigem Geruch produzieren.

Bei den Spitzmäusen[16] nehmen entsprechende Drüsenorgane als Seitendrüsen die Seitenteile des Rumpfes ein. In seiner vollsten Entfaltung tritt das Organ beim erwachsenen Männchen auf, wo es bei der Waldspitzmaus, Sorex vulgaris, jederseits zu einem länglichen Wulst sich erhebt, dessen Mitte von eigentümlichen steifen Haaren besetzt ist, dessen helle Außenränder eine nur sehr spärliche Behaarung tragen, dessen Inneres eine kompakte zentrale Masse von Schweißdrüsen sowie eine periphere Zone stark vergrößerter Talgdrüsen enthält. Beim Weibchen ist das Organ weniger auffällig, es besteht hier auch nur aus Schweißdrüsen, soll bei manchen Arten sogar den Weibchen ganz fehlen. Das Sekret überzieht die ganze Oberfläche des Wulstes als glänzende ölartige Flüssigkeit, es ruft den durchdringenden bisamartigen Geruch der Spitzmäuse hervor, der ganz unzweifelhaft zum Zusammenfinden der Geschlechter in den unterirdischen Gängen während der Paarungszeit treffliche Dienste leistet.

Der menschliche Körper weist von hierher zu zählenden Drüsenorganen das Achselhöhlenorgan auf[17]. An ihm bilden die in der Haut der Achselhöhle gelegenen Schweißdrüsen eine zusammenhängende ovale, tief in das Unterhautbindegewebe hinein reichende Schicht, deren Sekret sich durch seine mehr breiartige Beschaffenheit und vor allem durch seinen charakteristischen Geruch hervorhebt, dessen Einfluß auf das Geschlechtsleben ein ganz unbestreitbarer ist[18], zumal die Sekretproduktion stets erst mit der Pubertät einsetzt. Die Achselhaare stellen wohl nichts anderes als Duftpinsel dar, durch welche die Riechstoffe fein verteilt und leichter zum Verdampfen gebracht werden. Es tritt das Achselhöhlenorgan übrigens auch bei anthropomorphen Affen auf[19]. Bei männlichen und weiblichen Schimpansen macht es sich äußerlich kenntlich durch einen isolierten, von einer fast nackten Hautzone umgebenen Haarbüschel, der in der tiefsten Partie der Achselhöhle gelegen ist, stellt es innerlich einen ovalen, gelbrötlichen Drüsenkörper vor. Es ist auch beim Gorilla vorhanden, fehlt dagegen Orang-Utan und den Gibbons.

Das Achselhöhlenorgan hat uns bereits zum vorderen Körperbezirk übergeführt, wir schreiten weiter zur Kopfregion. Derselben gehören schon an die Brunstdrüsen der Kamele[20]. Sie bilden beim Kamelhengst ein Paar rundlicher, dicht beieinander liegender Klumpen am oberen Ende des Halses gerade hinter dem Schädel, beim Dromedar leicht kenntlich durch schwarze Haarflecke. Sie sezernieren zur Brunstzeit eine dunkle wässerige Flüssigkeit, welche einen mit nichts anderem vergleichbaren widerlichen Geruch ausströmt. Beim Weibchen sind die Drüsen beträchtlich kleiner, über ihre Tätigkeit ist da genaueres nicht bekannt. Und große Unklarheit besteht auch noch hinsichtlich der Schläfendrüse des Elefanten[21], die an den Seitenteilen des Kopfes zwischen Ohren und

Augen als eine flach ausgebreitete Drüse liegt. Über ihren Ausbildungsgrad bei beiden Geschlechtern, über die Bedeutung ihres stark riechenden Sekrets lassen die widersprechenden Angaben ein klares Urteil nicht gewinnen.

Im Dienste des Geschlechtslebens stehende Kopfdrüsen sind dann vor allem weit verbreitet unter den hörnertragenden Wiederkäuern[22]. Da treffen wir bei männlichen und weiblichen Ziegen jederseits hinter den Hörnern einen nur ganz spärlich von Haaren besetzten Hautwulst, der einer starken Vermehrung azinöser Hautdrüsen seine Entstehung verdankt und auf seiner Oberfläche ein zähes gelbgraues Sekret austreten läßt. Unvergleichlich viel stärker entwickelt ist dieses Drüsenorgan bei den Gemsen, wo es zu den sog. Brunstfeigen wird. Es liegen diese, so genannt nach ihrer ungefähren Feigenform, unmittelbar hinter dem Gehörn und bilden während des Höhepunktes der Brunstzeit (November bis Dezember) beim Männchen ein Paar polsterartiger, nur von spärlichen kurzen Haaren besetzter Erhebungen, die von einigen tiefen Furchen durchzogen, dazu von einem Ringwall umschlossen sind und sich durch eine braunrote bis tiefschwarze Farbe auszeichnen (Fig. 379). Das Ganze ist nichts anderes als eine Hautpartie, die durch übermäßige Entwicklung von Talgdrüsen sich verdickt und in Falten gelegt hat. Das Sekret durchtränkt als eine zähe, fettig-ölige Schmiere das ganze Drüsenorgan, sein widerlich teer- oder bocksartiger Geruch strömt zur Brunstzeit von den Männchen weithin aus. Auch bei den weiblichen Gemsen ist das Organ vorhanden, nur ist es hier kleiner, bildet es hier keine eigentliche Vorwölbung. Verwandte Typen weisen ähnliche Drüsenbildungen auf, so die Schneeziege der Rocky Mountains, Haplocerus montanus.

Fig. 379. Hinteransicht des Kopfes eines Gemsbockes. Die Brunstfeige durch Kürzen der Haare sichtbar gemacht. (Nach Schick[22].)

Und so gelangen wir schließlich zu förmlichen Gesichtsdrüsen der Wiederkäuer, die bald oberhalb der Augenhöhle gelegen sind (supraorbitale Drüsen), bald direkt vor dem vorderen Augenwinkel in einer Einsenkung des Lacrymale (präorbitale Drüsen, Tränengruben), bald endlich etwas von diesem Augenwinkel entfernt in einer Vertiefung von Lacrymale und Maxillare (maxillare

Drüsen). Supraorbitale Drüsen finden sich beispielsweise bei Cervulus muntjac, wo sie in der Stirnhaut von den Wurzeln der Rosenstöcke über den Nasenrücken als zwei kahle Längsfalten sich hinziehen, im Frontale eine deutliche Vertiefung hervorrufend und stark entwickelten Hautdrüsen ihre Entstehung verdankend, deren Absonderungsprodukt eine eigentümlich riechende ölige Flüssigkeit vorstellt. Bei den Weibchen ist ihr Ausbildungsgrad merklich geringer. Präorbitale Tränengruben besitzen eine weite Verbreitung unter Hirschen und Antilopen. Sie treten auf als integumentale Verdickungen, die jederseits vor dem Auge einen tiefen, in das Lacrymale eingebetteten, ein- und ausstülpbaren Sack bilden und wiederum aus einer Anhäufung stark vergrößerter Hautdrüsen sich ableiten (Fig. 380). Bei Antilopen hat man beobachten können, wie diese Säcke im Zustande sexueller Erregung umgestülpt werden, wie ihre Ränder in strotzender Fülle förmlich vorquellen können, wie eine dünne klebrige Sekretflüssigkeit ausfließt, welche die Tiere dann an Gegenständen der Umgebung abzureiben pflegen und so eine wirkliche Geruchsspur anlegen. Ganz allgemein sind auch diese Tränengruben im männlichen Geschlecht in Ausbildungsgrad und Funktionsstärke den weiblichen beträchtlich überlegen, weibliche Tiere besitzen zuweilen nur eine nackte Hautstelle in dieser Gesichtsgegend (Scopophorus scoparius, Calotragus melanotis). Und als Träger einer maxillaren Gesichtsdrüse kann endlich die Zwergantilope, Cephalophus pygmaeus, gelten. Einer vor dem vorderen Augenwinkel befindlichen ovalen, beim Männchen stärker als beim Weibchen vorspringenden Anschwellung liegt ein kompakter, in die Schädelknochen eingelassener Drüsenkörper zugrunde, der auf einer den Gipfel der Anschwellung einnehmenden spärlich behaarten Fläche mit zahlreichen feinen Poren ausmündet. Das zähe Sekret wird auch hier massenhaft an festen Gegenständen abgerieben und gibt so wiederum eine Geruchsspur für die sich suchenden Geschlechter ab, soll übrigens nur bei den Männchen einen wahrnehmbaren Geruch ausströmen. Und das spricht dafür, daß, wie auch aus mancherlei anderen Beobachtungen hervorgeht, bei vielen Formen dieser Hautdrüsen nicht nur der Ausbildungsgrad, sondern auch der Chemismus der Sekretproduktion in beiden Geschlechtern ein verschiedener sein mag.

Fig. 380. Kopf eines männlichen Tieres von Tetraceros quadricornis. (Nach Pocock.) dr Präorbitaldrüse, deren inneren Umfang die punktierte Linie angibt.

Als allgemeine Geschlechtserkennungsmerkmale kommen die bisher besprochenen drüsigen Duftorgane durchaus beiden Geschlechtern zugleich zu, wenn auch bei den Säugetieren wohl durchgängig die Männchen sie in einem höheren Ausbildungsgrad zeigen. Nun hatten wir in einem früheren Kapitel

(Kapitel 13) gesehen, wie es gerade die Männchen sind, denen in vielen Fällen vorzugsweise das Aufsuchen des anderen Geschlechtes zufällt, wie im Zusammenhange damit dann im besonderen bei den Gliedertieren diese Männchen zur besseren Erfüllung ihrer Sonderaufgabe in der Ausstattung der Bewegungsorgane und Sinneswerkzeuge gegenüber den Weibchen bevorzugt erscheinen, wie sie also auch mit leistungsfähigeren Geruchsorganen ausgerüstet sind. Man sollte daher meinen, daß von den Weibchen ausgehende spezifische Gerüche dem Männchen seine Aufgabe recht sehr erleichtern müßten. Und das geschieht in der Tat. So wahrscheinlich bei Krebstieren, wo man beispielsweise bei einem Copepoden, Labidocera aestiva, an dessen Weibchen eine stark auf Männchen wirkende und wahrscheinlich auf abgegebenen Riechstoffen beruhende Anziehungskraft feststellen konnte[23]. So sicherlich bei vielen Insekten, wenn wir auch positive Unterlagen für diese Annahme eigentlich nur von den Schmetterlingen besitzen. Hier aber in Fülle und in völlig eindeutigem Sinne. Zunächst ist es eine viel beobachtete Erscheinung, daß weibliche Schmetterlinge eine wahrhaft überraschend intensive Anziehungskraft auf männliche Artgenossen auszuüben imstande sind. Ein einziges Weibchen von Cossus robiniae sah man von siebzig Männchen umschwärmt, ein einziges Weibchen von Saturnia pavonia zog innerhalb von sieben Stunden nicht weniger als hundertsiebenundzwanzig Männchen an, ein Weibchen von Lymantria dispar lockte insgesamt siebzehn Männchen in das Zimmer, in dem der Puppenbehälter stand, der seinen versteckten Aufenthaltsort bildete[24]. Bei manchen Hepialiden bestürmen die Männchen zuweilen in förmlichen Kolonnen ein eben der Puppenhülle entschlüpftes und an den Grashalmen emporkriechendes Weibchen[25]. Von anderen Insekten liegen nach dieser Richtung hin nur wenige Beobachtungen vor, immerhin sei hier der Fall eines weiblichen Hirschkäfers (Lucanus cervus) erwähnt, der in anderthalb Stunden fünfundsiebzig Männchen anzulocken imstande war[26].

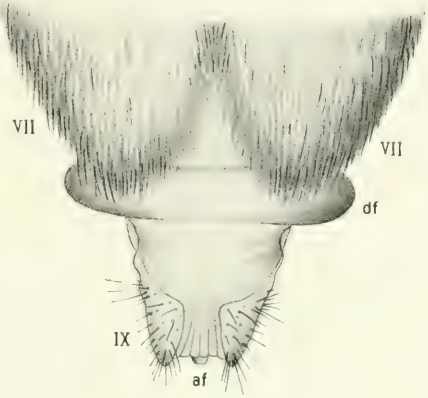


Fig. 381. Hinterleibsende einer weiblichen Cucullia verbasci, von der Dorsalseite. (Nach Urbahn[27].) af After, df ringförmiges Duftfeld, VII, IX Abdominalsegmente.

Einer solchen Anziehungskraft muß ein reales Substrat zugrunde liegen, man wird am ehesten dieses Substrat in Riechstoffen vermuten, die von dem weiblichen Körper ausgesandt werden. Und wirklich ist es gelungen, im abdominalen Bereich des weiblichen Schmetterlingskörpers einen umfangreichen Kom-

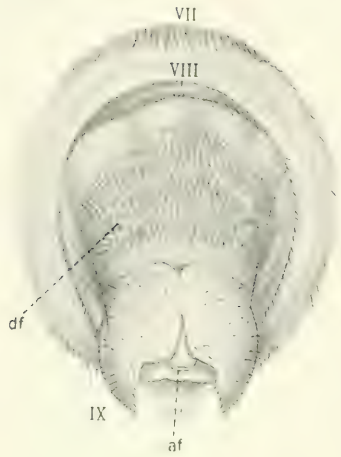


Fig. 382. Hinterleibsende einer weiblichen Dasychira pudibunda, von der Dorsalseite. (Nach URBAHN[27].) af After, df Duftfeld, VII—IX Abdominalsegmente.

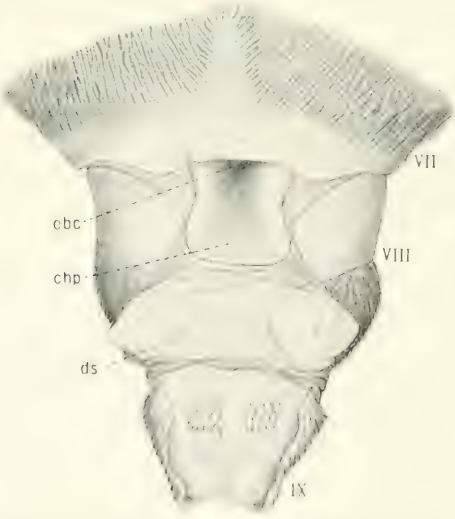


Fig. 383. Hinterleibsende einer weiblichen Saturnia pavonia, von der Ventralseite. (Nach URBAHN[27].) ds Duftsack, chp Chitinplatte am Eingang der Bursa copulatrix (obc), VII—IX Abdominalsegmente.

plex von Drüsenorganen aufzudecken, dessen Bedeutung einzig und allein in der Produktion derartiger Riechstoffe gesucht werden kann[27]. Ganz vorzugsweise gehen diese Drüsenbildungen hervor aus Umbildungen der Intersegmentalfalte zwischen achtem und neuntem Abdominalsegment. Indem die Falte an Umfang zunimmt und ihre sonst niederen Hypodermiszellen sich zu hohen Drüsenzellen umwandeln, wird die Falte zur Duftfalte, die sich unter der Wirkung inneren Blutdruckes nach außen vorzuschieben oder umzustülpen vermag, und je nachdem die Umbildung ihren gesamten Umfang oder nur einen lokal begrenzten Teil desselben ergriffen hat, sich dann in mannigfachen Formen darbietet. Bei einem eulenartigen Schmetterling, bei Cucullia verbasci, bildet die Duftfalte im ausgestülpten Zustande einen vollkommenen Ringwulst (Fig. 381), der besonders an den Seitenteilen sehr stark hervortritt. Bei Pygaera ist nur die äußere distale Hälfte der Intersegmentalfalte zu einem gleichfalls ringförmigen Drüsenfeld umgewandelt, bei zahlreichen Lymantriiden hat die drüsige Umbildung nur den dorsalen Abschnitt der Falte ergriffen (Fig. 382), und wieder in einem anderen Falle, bei Saturnia pavonia, stülpt sich gerade umgekehrt der ventrale Faltenbezirk als häutiger Sack vor (Fig. 383). Ihren Höhepunkt erreichen diese Bildungen wohl bei dem Seidenspinner, Bombyx

mori, wo die seitlichen Teile der Intersegmentalfalte zu wirklichen Säcken geworden sind, die im Ruhezustand vielfach zusammengefaltet ins Innere zurückgezogen liegen, bei ihrer Entfaltung aber als zwei große gelbliche Blasen von Kugelform, als sog. Sacculi laterales, zu beiden Seiten der Hinterleibsspitze vortreten (Fig. 384). Der histologische Aufbau ist überall der gleiche. Die vortretende Intersegmentalfalte ist der Träger eines hypodermalen Drüsenfeldes, dessen einschichtiges Epithel zuweilen durch Fältelung (Fig. 382) eine sehr beträchtliche Vergrößerung seiner Oberfläche erfahren kann. Das flüssige Sekret der Drüsenzellen breitet sich nach der Entfaltung des Drüsenfeldes auf dessen prall gespannter Oberfläche aus und vermag nun hier seine Riechstoffe unter günstigsten Verdampfungsbedingungen frei in die Luft abzugeben. Es finden sich zuweilen sogar Vorrichtungen zur Erleichterung dieser Verdampfung, so bei Aglia tau, wo über den hier ähnlich wie bei Saturnia pavonia ventralwärts entwickelten Drüsenfeldern sich Büschel langer Haare ausspreizen, die durchtränkt von dem Sekret dieses auf ihrer viel-

Fig. 384. Weibchen des Seidenspinners mit ausgestülpten Duftsäcken (ds). (Nach Freiling[27].)

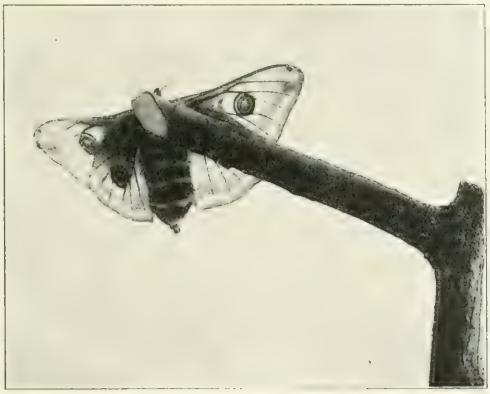


Fig. 385. Weibchen von Saturnia pavonia, mit ausgestreckten Abdominalsegmenten das Männchen erwartend. (Nach Urbahn[27].)

fach vergrößerten Oberfläche sehr viel schneller und intensiver zum Verdampfen bringen können. Und die weiblichen Falter selbst sorgen für die möglichst ausgiebige Verbreitung ihrer Riechstoffe dadurch, daß sie in der Wartezeit zwischen dem Ausschlüpfen und der Paarung stets diese Drüsenfelder durch

langes Ausstrecken der letzten Abdominalsegmente weit vortreten lassen, wie es beispielsweise die photographische Aufnahme eines Weibchens von Saturnia pavonia in Fig. 385 sehr schön erkennen läßt. Dabei bewahrt das Weibchen dieses Spinners eine solche Körperhaltung nur vom Vormittag bis zum frühen Nachmittag, d. h. genau während der Zeit, welche die Hauptflugzeit der männlichen Saturnien bildet. Frisch geschlüpfte Weibchen von Orgyia antiqua, von Dasychira selenitica und anderen beginnen alsbald unter angestrengten Pumpbewegungen die abdominalen Endsegmente aus- und einzuziehen, um ihr Drüsenfeld baldigst zu entfalten. Mit dem Erfolge, daß im Freien sicherlich nach wenigen Stunden sich Männchen bei ihnen eingefunden haben. Die Anziehungskraft des verdampfenden Sekretes, dessen Riechstoffe übrigens einer Wahrnehmung durch das menschliche Geruchsorgan nicht zugänglich sind, ist eine sehr große, männliche Seidenspinner werden von einem von der Sekretflüssigkeit der Sacculi laterales durchtränkten Stück Fließpapier ebenso intensiv angezogen wie von den weiblichen Faltern selbst.

Der gleichen Intersegmentalfalte können aber auch noch ganz andersartige weibliche Duftdrüsen angehören, die sog. Glandulae odoriferae, welche bei zahlreichen Tagfaltern, Spinnern, Spannern und einzelnen Eulen sich finden, hier überall als paarige gewundene Drüsenschläuche in der Ventralhälfte des achten Hinterleibssegmentes liegen und in der genannten letzten Intersegmentalfalte nach außen münden. Ihre Verbreitung scheint innerhalb der einzelnen Schmetterlingsfamilien eine ganz regellose zu sein, bald sind sie vorhanden, bald fehlen sie[28]. Erwähnt werden muß ferner, daß ausnahmsweise auch eine andere Intersegmentalfalte zur Ausbildung von Duftsäcken herangezogen werden kann, bei den Weibchen der Tagfaltergattung Argynnis sind in der zwischen siebentem und achtem Abdominalsegment gelegenen Falte dorsalwärts zwei dünnwandige vorstülpbare Säcke von mächtiger Ausdehnung zur Differenzierung gelangt, die vor allem kurz vor der Paarung in Funktion zu treten scheinen.

Und schließlich finden sich nochmals bei weiblichen Schmetterlingen Duftorgane von wieder ganz anderem morphologischen Charakter, nämlich in Form von Dufthaaren. Bei ihnen handelt es sich stets um schuppenartig verbreiterte Haare, die an ihrer Basis mit einer Drüsenzelle in Verbindung stehen, im Inneren von einem Maschenwerk von Hohlräumen durchzogen werden und auf ihrer Oberfläche Poren tragen, durch welche die Riechstoffe austreten können. Wir werden sehr bald noch in diesem Kapitel von solchen Duftschuppen in etwas anderem Zusammenhang ausführlicher zu reden haben, hier bei den weiblichen Faltern treten sie stets nur am Hinterende des Abdomens in Büscheln vereint auf, vorzugsweise in der Umgebung der Mündungsstelle der Bursa copulatrix (Fig. 386). Solche Duftbüschel sind festgestellt bei weiblichen Tagfaltern (Gonopteryx rhamni, Euploea asela), bei Spinnern (Stilpnotia salicis), bei Eulen (Agrotis fimbria), besitzen also, wie es scheint, eine recht weite Verbreitung. Nach Lage und Funktion verhalten sie sich ähnlich wie die Drüsenfelder, im Ruhezustande liegen sie tief in die angrenzende Intersegmentalfalte zurückgezogen oder in enger Zusammenfaltung, in Funktion richten sie sich auf und

spreizen sie sich weit voneinander. Im ersteren Zustand wird einem unzeitigen Verdampfen der Riechstoffe vorgebeugt, im letzteren wird dieses Verdampfen nach Möglichkeit gefördert.

Hoch entwickelten antennalen Geruchsorganen der männlichen Schmetterlinge entspricht also in vollkommenster Weise ein weiblicher Duftapparat von überraschend hoher Ausbildungsstufe. Empfindlichkeit der Sinnesorgane auf männlicher Seite, Intensität der Reizstoffe von weiblicher Seite her wirken hier vortrefflich zusammen, um die Geschlechter selbst auf weite Entfernungen hin sich sicher finden zu lassen, sich finden zu lassen vor allem in Dämmerungs-und Nachtzeiten, in denen ja die Lebensbetätigung von vielen dieser spinner- oder eulenartigen Falter vorzugsweise sich vollzieht. Für dieses Zusammenwirken männlicher Sinnesorgane und weiblicher Duftstoffe mag zum Schlusse ein Experiment noch einen anschaulichen Beleg abgeben[29]. Fünf Weibchen eines Spinners, der Callosamia promethea, wurden in einem offenen Glase ebensovielen Männchen auf eine Entfernung von dreißig bis vierzig Metern dargeboten. Die Männchen flogen sofort auf das Glas zu und suchten zu den Weibchen zu gelangen. Schloß man die Öffnung des völlig durchsichtigen Glases gegen die Luft hermetisch ab, sofort flogen die Männchen weg, ohne sich um die ihnen von außen durchaus sichtbaren Weibchen weiterhin zu kümmern. Erst ein Öffnen des Glases zog sie wieder an, und das konnte beliebig lange mit dem stets gleichen Erfolge wiederholt werden. Andererseits übten Weibchen, die durch umhüllende Baumwolle den Blicken der Männchen völlig entzogen waren, eine durchaus ungeschwächte Anziehungskraft aus, es vergruben sich die Männchen förmlich in die Baumwolle, angezogen von dem Duft, welcher deren Innerem entströmte. Wurden aber jetzt den Männchen die Fühler mit einer abschließenden Masse, mit Schellack, Paraffin oder ähnlichem überstrichen, wurde also die Betätigung der Geruchsorgane ausgeschaltet, sofort hörte jede Reaktion auf die anwesenden Weibchen selbst aus kürzester Entfernung auf. Und erst die Beseitigung des Fühlerüberzuges ließ die sexuellen Triebäußerungen in ihrer alten Stärke wiederkehren.

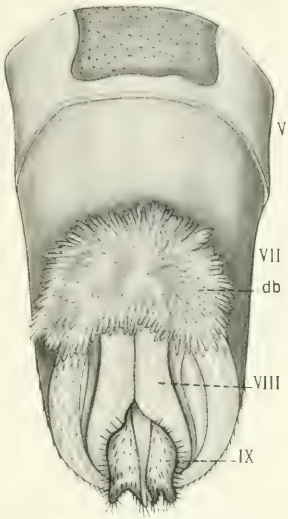


Fig. 386. Hinterleibsende eines weiblichen Zitronenfalters (Gonopteryx rhamni), von der Ventralseite, mit entfaltetem Duftbüschel (db). (Nach Freiling[27].) VI – IX Abdominalsegmente.

Dieser Anziehungskraft, die einseitig vom Weibchen auf die Männchen oder gegenseitig von beiden Geschlechtern wechselweise aufeinander durch Riechstoffe ausgeübt wird, muß naturgemäß die Erweckung eines bestimmten

Lustgefühls zugrunde liegen, eines Lustgefühls, das von fernher bereits anstrebt die Erfüllung des Detumeszenztriebes. Es ist also mit dem Vorgang der sexuellen Anziehung stets zugleich auch eine sexuelle Erregungswirkung verbunden, beide sind so enge miteinander verknüpft, daß eine Scheidung zur tatsächlichen Unmöglichkeit wird. Die vorzüglich in die Erscheinung tretenden biologischen

Fig. 387. Ein im Vorspiel der Spermaübertragung befindliches Pärchen von Triton vulgaris. (Nach Rusconi[80].)

Phänomene sind es allein, welche es rechtfertigen, die Wirkung der Anziehung derart in den Vordergrund zu stellen, wie es bisher geschehen ist. Aber nun gibt es eine Gruppe von Riechstoffen, welche in ihrem Einfluß auf das Zusammenfinden der Geschlechter so gut wie bedeutungslos angesehen werden muß, für welche aber jene zweite, biologisch zunächst nebensächlichere Wirkungsform,

Fig. 388. Ein im Vorspiel der Spermaübertragung befindliches Pärchen von Triton cristatus. (Nach Rusconi[80].)

die der geschlechtlichen Erregung, zur ausschließlichen Aufgabe wird. Träger und Erzeuger derartiger Riechstoffe sind aber stets ausschließlich die Männchen, ihrer mehr aktiven Rolle bleiben diese also auch hier getreu. Nur, daß ihre besondere Aktivität jetzt nicht mehr das Aufsuchen der Weibchen zum Ziele hat

— das geht daneben her oder zumeist voraus —, sondern danach strebt, einen passiven Widerstand träger oder spröder Weibchen zu beseitigen, ihre Geschlechtslust zu erhöhen, sie zum Begattungsakte willfähriger zu machen.

Ein klares und einfaches Beispiel hierfür bieten unsere Wassersalamander in ihrem dem Absetzen der Spermatophoren vorausgehenden Liebesspiel[30]. Wenn da die Männchen schließlich ein anfänglich ihrer Zudringlichkeit sich entziehendes Weibchen gestellt haben, so zeigen sie vor ihm zunächst ein eigenartiges Spiel rüttelnder und schlagender Schwanzbewegungen. Das Männchen von Triton vulgaris eilt eine Strecke weit über das eingeholte Weibchen hinaus, dreht vor ihm um und versetzt seinen hakenförmig umgeschlagenen Schwanz in äußerst schnelle Wedelbewegungen (Fig. 387); das Männchen von Triton cristatus stellt seinen Körper in spitzem Winkel schräg vor das Weibchen, hebt seinen hinteren Rumpfteil frei schwebend empor und führt in dieser Haltung heftige Schwanzschläge aus, die zuletzt direkt die Flanken des Weibchens treffen (Fig. 388). Diese eigenartigen Schwanzbewegungen haben nun den einzigen Sinn, einen Wasserstrom von dem männlichen Körper nach dem weiblichen hinzuführen. Und dieser Wasserstrom ist beladen mit Riechstoffen, die einer besonderen, am Hinterrande des Kloakenwulstes der Männchen auf kleinen Röhrchen ausmündenden Bauchdrüse entstammen und auf solche Weise unmittelbar dem Geruchsorgan der Weibchen entgegengetrieben werden. Das Spiel selbst kann stunden- und selbst tagelang fortgesetzt werden, bis dann endlich das Weibchen seine Geneigtheit zu erkennen gibt, die ihm zukommende aktive Rolle bei der Übernahme der Spermatophore durchzuführen (vergl. S. 126). Noch reichhaltiger sind die Hilfsmittel des Männchens von Diemyctylus viridescens. Da wird ja das Weibchen in der Weise, wie es früher (S. 324, Fig. 321) bereits beschrieben worden ist, direkt vom Männchen ergriffen und festgehalten. Aber dieses Einfangen macht die Zustrudelung der Riechstoffe der männlichen Bauchdrüse nicht überflüssig, im Gegenteil, es wird noch ein zweiter Drüsenapparat in Tätigkeit gesetzt. Derselbe liegt zu beiden Seiten des Kopfes, gerade hinter den Augen. Da münden in drei bis vier äußerlich scharf abgegrenzt hervortretende tiefe Gruben (Fig. 389) zahlreiche schlauch- oder sackförmige Drüsen ein, mit deren Sekret die Schnauze des Weibchens direkt bestrichen wird, was dann nach mehrmaliger Wiederholung von dem gewünschten Erfolg begleitet ist. Die Riechstoffe selbst sind zuweilen der unmittelbaren Wahrnehmung zugänglich, sich paarende Erdsalamander (Salamandra maculosa) verbreiten einen eigenartig wohlriechenden, dem Blütenduft des Odermennig (Agrimonia eupatoria) ähnlichen Geruch.

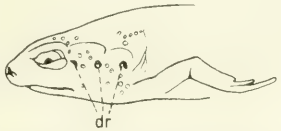


Fig. 389. Kopf eines Männchens von Diemyctylus viridescens in Seitenansicht. (Nach Zeller, 1891 [30].) dr Drüsengruben.

Funktionen im Sinne sexueller Erregungswirkung erfüllen dann weiter spezialisierte Drüsenorgane verschiedener Säugetiermännchen. In allererster Linie ist da der Moschusbeutel der Moschustiere, von Moschus moschiferus zu

nennen[31]. In der Mittellinie des Bauches, unmittelbar vor dem Präputium gelegen, stellt derselbe einen eiförmigen, etwa sechs Zentimeter langen Sack dar, der sich als eine Einstülpung der äußeren Haut zwischen diese und die Bauchmuskulatur einschiebt. Etwa in der Mitte der unteren leicht vorgewölbten Fläche

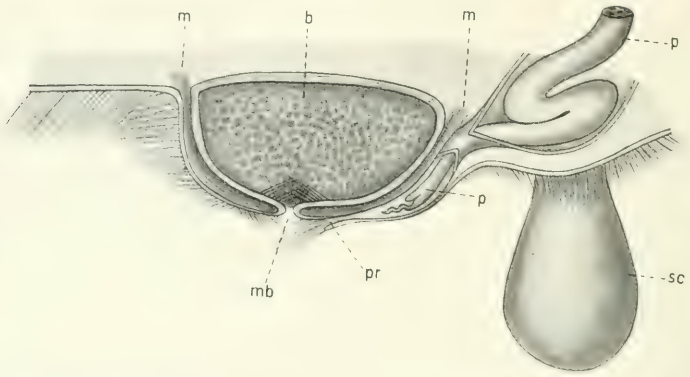


Fig. 390. Moschusbeutel und männliche Geschlechtsorgane von Moschus moschiferus im medianen Längsschnitt. (Etwas vereinfacht nach Brandt und Ratzeburg[31].) b Moschusbeutel, m Muskellagen, mb Mündung des Beutels, p Penis, pr Präputialmündung, sc Hodensack.

des Beutels liegt seine halbmondförmige Mündung, dicht vor der Vorhautmündung und umstellt an Innen- wie Außenwand von einem Haarkranz (Fig. 390). Die Beutelwandung weist die gleichen Schichten auf wie die äußere Haut, zeichnet sich aber durch ihren besonderen Reichtum an Drüsenzellen aus. Die Innenfläche ist zudem von zahlreichen maschenförmigen Vertiefungen bedeckt, die Außenfläche von einem kräftigen Muskelbelag umschlossen. Das Absonderungsprodukt ist der Moschus, eine im frischen Zustand rötlichbraune Substanz von der Konsistenz einer Latwerge und von eigentümlich scharfem ammoniakalischen Geruch. Erst bei starkerer Verdünnung nimmt sie den bekannten Moschusgeruch an, dessen Intensität dann eine so gewaltige ist, daß er bei brünstigen Böcken eine Viertelmeile weit wahrnehmbar ist. Den Weibchen fehlt jede Andeutung dieses Beutels.

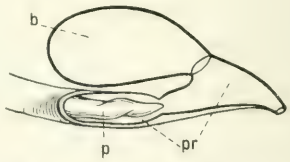


Fig. 391. Medianer Längsschnitt durch das Präputium eines Ebers. (Nach Ellenberger und Baum[32].) b Nabelbeutel, p Penis, pr Präputium.

Ob dem sog. Nabelbeutel des Ebers, der als eine beutelartige Ausstülpung dem erweiterten vorderen Abschnitt des Präputiums dorsalwärts aufsitzt (Fig. 391), eine Bedeutung in dem hier erörterten Zusammenhang zukommt, ist zweifelhaft. Man weiß nichts weiter von ihm, als daß sich in ihm häufig Harn ansammelt, der bei seiner Zersetzung einen stechenden Geruch verbreitet[32].

Mit weit größerer Sicherheit hierher zu ordnen sind die Drüsen, welche bei den Männchen der Fledermausgattung Noctilio in eine hinter der Peniswurzel gelegene Tasche einmünden und ein dunkelbraunes, stark nach Moschus riechendes Sekret absondern[33]. Und weiter müssen hier angeführt werden die Drüsen, welche das Scrotum der männlichen Krallenaffen (Callithrix) dicht bedecken (Fig. 392) und so massenhaft zur Brunstzeit ein intensiv nach Moschus riechendes Sekret abscheiden, daß selbst die Bäume, auf denen die Tiere sich tummeln, diesen Geruch annehmen[34].

Überall bei den Säugetieren liegen also diese spezifisch männlichen Drüsen im Bereiche der Genitalsphäre, eine einzige Ordnung macht davon eine Ausnahme, und das sind die Fledermäuse, bei denen sie sich auch über Rumpf und Kopf ausdehnen können[35]. Da öffnet sich bei den Männchen der Gattung Saccopteryx am freien Rande des Vorderarmteiles der Flughaut mit klaffender Mündung ein kleiner Sack, in den zahlreiche Drüsen ein öliges, rotgefärbtes, stark ammoniakalisch riechendes Sekret ergießen. Da entsprechen bei den Männchen der Gattung Epomophorus besonderen Sekretdrüsen der Schulterregion eigenartige epaulettenförmige Schulterbüschel langer steifer Haare, die in ihrer Anordnung und ihrer helleren Farbe sich scharf von dem übrigen Haarkleid abheben (Fig. 393). Ähnliche Bildungen liegen bei Pteropus macklotii an den Seitenteilen des Halses. Und bei Taphozous wieder münden die Drüsen in einen tiefen Kehlsack, der zwischen den Unterkieferästen gelegen in einer halbmondförmigen Öffnung nach außen führt und sich mit einer öligen, eigenartig stinkenden Substanz füllt. Bei den Männchen von Taphozous melanopogon schließt an diese Kehltasche ein langer Bart aus schwarzen Haaren an, der bis zur Brust reicht. Alle diese Bildungen fehlen den Weibchen entweder ganz oder zeigen sich bei ihnen nur in rudimentärem Zustande. Es können schließlich derartige Drüsenorgane sogar auf die Gesichtsfläche übergreifen. So beispielsweise bei der Gattung Phyllorhina, wo das Männchen zwischen den warzenartigen Nasenaufsätzen, die bei ihm bedeutend stärker als beim Weibchen entwickelt sind, einen handschuh-

Fig. 392. Männchen von Callithrix jacchus, mit erigiertem Penis und drüsenbesetztem Scrotum. (Nach Friedenthal[33].)

fingerartig umstülpbaren, von erhabenen Rändern eingeschlossenen Stirnsack trägt, aus dem ein Pinsel langer feiner Haare vorragt (Fig. 394). Die Seitenteile

Fig. 393. Männchen von Epomophorus franqueti. (Nach Tomes[36].)

dieses Sackes erscheinen zumeist von einer wachsartigen Abscheidung bedeckt. Bei alten Männchen und zur Brunstzeit zeigt sich das alles auf höchster Ausbildungsstufe, über Wirksamkeit im einzelnen ist Näheres freilich bis jetzt nicht bekannt. Bei den Weibchen liegt an Stelle des Stirnsackes nur eine leichte Hauteinsenkung.

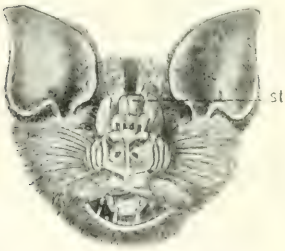


Fig. 394. Vorderansicht der Gesichtsfläche einer männlichen Phyllorhina armigera. (Nach Doria, 1874[38]) st vorgestülpter Stirnsack mit Haarpinsel.

Im übrigen finden sich Drüsenorgane, welche einseitig sexuell erregend wirkende Riechstoffe produzieren, nur noch bei den Insekten. Da zunächst vereinzelt bei den Blattiden. Neben den ganz allgemein verbreiteten und beiden Geschlechtern zukommenden Abwehrdrüsen, die ein ölartiges stinkendes Sekret produzieren, weisen die Männchen einzelner Arten besondere, bei ihnen allein entwickelte Duftdrüsen auf. Die Männchen der Phyllodromia germanica[37] tragen solche auf der Rückenfläche des sechsten und siebenten Abdominalsegmentes als spalt- oder taschenförmige Gruben (Fig. 395), die von einem hohen Drüsenepithel ausgekleidet sind. Eine Sekretsubstanz ist in den Taschen nicht nachweisbar, doch verbreiten die zerquetschten Drüsenmassen einen schwachen, an manche Fruchtäther erinnernden Duft. Es finden sich diese Drüsenorgane stets erst bei voll erwachsenen Männchen vor, sie treten in Tätigkeit vor der Begattung, während das Männchen werbend sein Weibchen umkreist. In ähnlicher Weise zeigen die Männchen einer kleinen, in den Gebirgswäldern Teneriffas

lebenden Schabe, der Aphlebia bivittata[38], auf der Rückenfläche ihres siebenten Hinterleibssegmentes eine tiefe mediane Grube, welche zwei umfangreiche

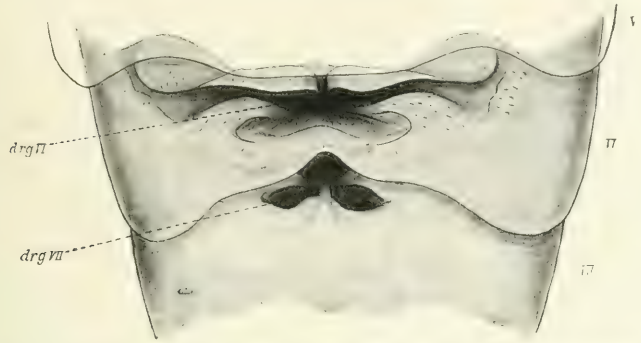


Fig. 395. Rückenfläche des sechsten und siebenten Abdominalsegmentes einer männlichen Phyllodromia germanica. (Nach Oettinger[37].) drg Drüsengruben, V—VII Abdominalsegmente.

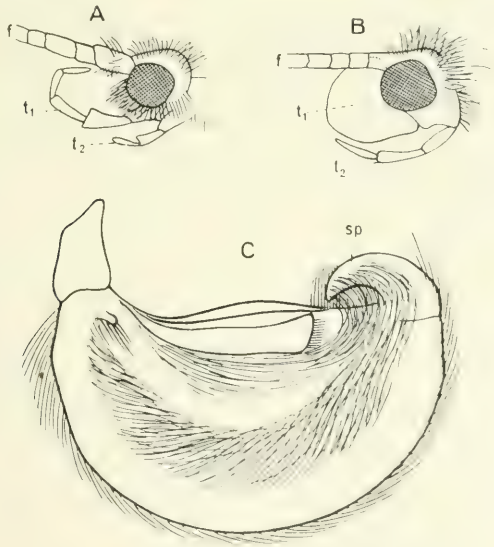


Fig. 396. Duftorgan von Sericostoma personatum: A weiblicher, B männlicher Kopf in Seitenansicht, C erster Maxillartaster des Männchens, von der Innenseite gesehen und unter Entfernung der meisten Seidenhaare. (A und B nach Müller[40], C nach Cummings[40].) f Antenne sp Spitze des ersten Maxillartasters, t_1 erster, t_2 zweiter Maxillartaster.

Drüsensäckchen aufnimmt. Auch hier fehlt diese Grube den noch nicht voll entwickelten Männchen sowie den Weibchen völlig.

Wahrscheinlich hierher zu zählen sind weiterhin die Büschel von Haarborsten, welche bei den Männchen einzelner Käfer am Abdomen (Blaps mortisaga, Dermestes) oder am Thorax (Himantinus, Erodius) auftreten und mit Hautdrüsen in Verbindung stehen[39], sicher auf die erörterten Verhältnisse zu beziehen sind merkwürdige Umgestaltungen, welche die Taster der ersten Maxillen einzelner Phryganiden-Männchen erfahren haben[40]. Bei der am genauesten untersuchten Art, bei Sericostoma personatum, sind die ersten Maxillartaster der Weibchen (Fig. 396A) völlig normal viergliedrig gestaltet, sind die der Männchen dagegen unter Verwachsung sämtlicher Glieder zu einer eigenartigen löffelförmigen Platte aus starkem, dunkelbraunem Chitin umgewandelt. Von rechts und links legen sich die beiden ausgehöhlten Platten vor dem Kopf mit ihren Rändern aneinander und bedecken so den Kopf von vornher wie mit einer Maske (Fig. 396B). Ihre konkave Innenfläche, deren Relief durch Falten- und Sackbildungen noch eine weitere Komplikation erfährt, ist überzogen von einem hohen Drüsenepithel und diesem sitzen auf lange goldgelbe Seidenhaare, welche als dichter Filz den ganzen Innenraum erfüllen (Fig. 396C) und der leichteren Verdampfung des aufgesaugten Drüsensekretes dienen. Während des Ruhezustandes wird jegliche Verdunstung durch die fest geschlossenen Löffelränder verhütet; in Aktion werden die Taster auseinander gespreizt, die Haarbüschel entfalten sich und ein Vanille-artiger Geruch strömt aus ihnen aus. Der Sinn des ganzen ergibt sich eindringlich daraus, daß das Männchen sich gerade bei seiner Bewerbung um das Weibchen mit ausgebreitetem Duftorgan präsentiert. Sericostoma steht übrigens mit diesen eigenartigen Umbildungen der Maxillartaster

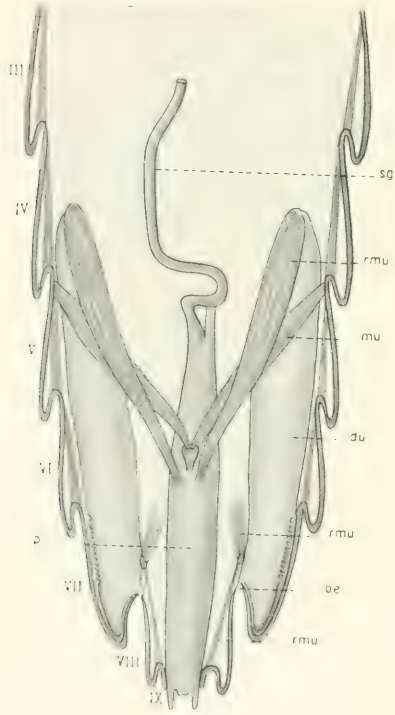


Fig. 397. Die abdominalen Duftsäcke des Männchens von Danais plexippus in Ruhelage, von der Bauchseite gesehen. (Nach Illig[41].) du Duftsäcke, mu Muskeln zum Zusammenpressen der Abdominalwände, oe äußere Mündung der Duftsäcke, p Penis, rmu Retraktormuskeln der Duftsäcke, sg Samenleiter, III—IX Abdominalsegmente.

nicht allein da, andere Phryganiden zeigen ähnliches, beispielsweise die mit kahnförmigen Maxillartastern ausgestatteten Männchen von Notidobia.

Eine ganz eminente Bedeutung und Verbreitung gewinnen aber dann Drüsenorgane zur Erzeugung sexuell erregender Duftstoffe bei den männlichen Schmetterlingen[41]. Ihr morphologischer Aufbau ist ein überaus verschiedener. Da erinnern zunächst an die Intersegmentalbildungen des Hinterleibsendes weiblicher Falter die mächtigen Abdominalsäcke männlicher Danaiden und Euploeen, die als paarige Aussackungen der zwischen siebentem und achtem Abdominalsegment gelegenen Intersegmentalfalte sich im Innern des Abdomens bis weit nach vornhin ausdehnen (Fig. 397). Die Innenwand dieser Säcke ist völlig oder teilweise von langen Haaren besetzt, in ihrer Hypodermis kommt es ferner

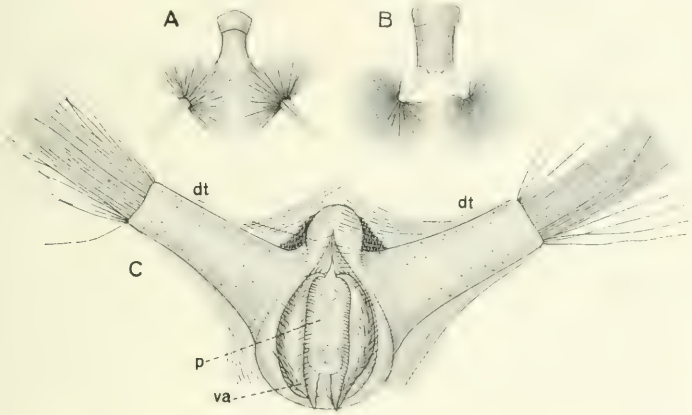


Fig. 398. Abdominale Duftpinselapparate männlicher Schmetterlinge: A Hinterleibsspitze von Euploea asela mit voll entfalteten Duftpinseln, B desgleichen von Danais septentrionalis, C direkte Hinteransicht der männlichen Hinterleibsspitze von Euploea asela mit Penis (p), Valven (va) und ausgestülpten Duftsäcken, aber noch nicht völlig entfalteten Duftpinseln (dt). (Nach Freiling[27].)

zur Ausbildung mächtiger Drüsenzellen. Durch pressenden Blutdruck, wie ihn die sich kontrahierenden Abdominalwände ausüben, können diese Säcke wie ein Handschuhfinger vor- und umgestülpt werden und ragen dann als zylindrische, schräg nach außen gerichtete Zapfen beiderseits über das Hinterleibsende hinaus vor. Der Haarbesatz ihrer ursprünglich nach innen gekehrten Wandung gelangt dabei nach außen, spreizt sich auseinander und krönt nun als ein je nach dem Bau der Säcke in Form und Größe etwas wechselndes Haarbüschel die Spitze der ausgestülpten Röhren (Fig. 398). Die einzelnen Haare selbst sind von Kanälchen und Maschenräumen im Inneren durchsetzt, sie nehmen das Sekret der Drüsenzellen auf und bringen seine Riechstoffe nach ihrer vollen Entfaltung in freier Luft zum Verdampfen. Es liegt also hier ein wahrhafter Duftpinselapparat vor,

der durch ein besonderes System von Rückziehmuskeln wieder in seine Ruhelage zurückgebracht werden kann.

Wie eben das Hinterende, so kann in anderen Fällen das Vorderende des Abdomens der Träger von Duftorganen sein. So ist es bei den Schwärmern, wo ein Duftorgan jederseits in der Pleuralfalte zwischen Rücken- und Bauchplatten der beiden ersten Abdominalsegmente sich entwickelt hat. In dem Organ kombiniert sich ein im Bereich des zweiten Abdominalsegmentes gelegenes Drüsenfeld mit einem dem ersten Abdominalsegment entspringenden Haarbüschel. Die Pleuralfalte, in welcher beide liegen, kann durch Blutdruck vorgestülpt werden, die Haarbüschel nehmen das Sekret des Drüsenfeldes auf und bringen es wiederum zum Verdunsten. So finden wir es bei den Männchen von Acherontia atropos, von Protoparce convolvuli, von Sphinx ligustri, Deilephila euphorbiae und anderen, es fehlt das Organ dagegen gänzlich bei Smerinthus und Macroglossa. Es erreicht aber dann seinen höchsten Ausbildungsgrad bei den Noctuiden, beschränkt sich hier allerdings auf die Gruppe der Trifinae, wo es innerhalb derselben Gattung bei den einzelnen Arten bald vorhanden ist, bald fehlt (so bei Mamestra, Hadena, Dichonia, Cucullia und anderen). Als Beispiel wählen wir das Männchen von Dichonia aprilina (Fig. 399). Auch hier liegt das Duftorgan wie bei den Schwärmern in einer vertieften Pleuralfalte, nur dehnt sich diese jetzt über die vier ersten Abdominalsegmente aus und schließt nach hinten mit einer tiefen, von wulstartigen Rändern umzogenen Tasche ab. Auch hier ist ein Haarbüschel von einem Drüsenfeld zu scheiden, aber die Trennung beider ist hier noch viel extremer durchgeführt. Das Haarbüschel entspringt der Pleuralfalte im Bereiche des ersten Abdominalsegmentes, zieht nach hinten bis zu der abschließenden Tasche und fügt sich mit seiner umgebogenen Spitze derselben ein. Der Drüsenapparat liegt ganz getrennt davon im zweiten Abdominalsegment als umfangreicher, in den Fettkörper eingebetteter gelappter Drüsenkomplex, der

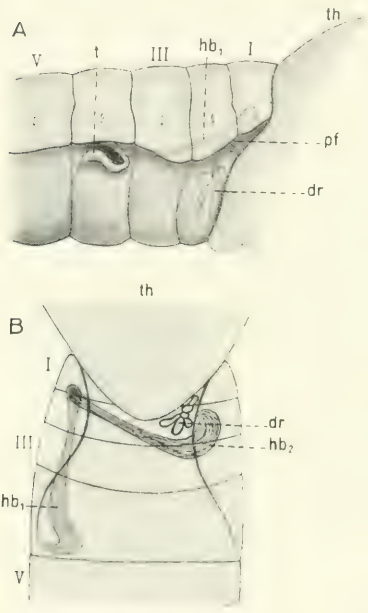


Fig. 399. Duftorgan des Männchens von Dichonia aprilina: A in Seiten-, B in Ventralansicht. (Kombiniert nach Stobbe[91].) dr Duftdrüse, hb_1 Haarbüschel in Ruhelage, hb_2 in Aktion über die Ventralseite hinweg geschlagen, pf Pleuralfalte, t deren vorgestülpte Tasche, th Thorax, I—V Abdominalsegmente.

durch einen besonderen Gang nach außen führt. Höchst eigenartig ist es nun, daß das Haarbüschel der einen Seite nicht mit der zugehörigen Drüse seiner Seite in Verbindung tritt, sondern mit der gegenüberliegenden. Im gegebenen Fall der Aktivität wird nämlich das Haarbüschel der einen Seite quer über die Bauchfläche hinweg auf die andere Seite hinübergeschlagen (Fig. 399 B), es kommen so die Spitzen seiner gespreizten Haare mit der Mündungsstelle der hier gelegenen Drüse in Berührung, nehmen unter Vermittlung besonderer Dufthaare, welche das Innere des Drüsenkanals erfüllen und aus seiner Öffnung vorragen, das Sekret in Empfang und bringen es zur Verdunstung. Auch hier erfolgt die Entfaltung der einzelnen Teile durch Blutdruck, das Zurückziehen durch eine besondere Muskulatur. Die Tasche stellt in vortrefflicher Weise einen Behälter her, welcher im Ruhezustand des Organs die mit Sekretmasse durchtränkte Spitze des Haarbüschels vor einem unzeitgemäßen Verdunsten seiner aufgenommenen Riechstoffe bewahrt.

Die Duftorgane können übergehen auf die Beine. Dann handelt es sich stets um Büschel langer Haare, die in der Ruhe zusammengelegt getragen werden, häufig direkt in eine besondere Rinne zurückgeschlagen werden können, bei der Betätigung aber ausgebreitet werden und nun die Sekrete der einzelligen Drüsen, die an ihrer Basis gelegen sind, aufnehmen, deren Riechstoffe zum Verdampfen bringen. Bei Hesperiden, wie Syrichthus malvae, sitzt das Duftorgan an den Schienen der Hinterbeine (Fig. 400), bei den Ordensbändern liegt es ebenda an den Mittelbeinen und bei einer anderen Eule, bei Pechipogon barbalis, tritt es an Schenkeln und Schienen der Vorderbeine in nicht weniger als drei Duftbüscheln auf. Im allgemeinen erscheinen die Beine durch die Gegenwart des Duftapparates nicht sonderlich in der Gestaltung ihrer einzelnen Glieder verändert, eine Ausnahme davon findet sich nur bei gewissen Hepialiden, wo die Hinterbeine der Männchen gänzlich in den Dienst dieser einen Funktion getreten und entsprechend umgestaltet sind. Es gilt dies vor allem von Hepialus hectus. Die proximalen Glieder des Hinterbeins sind bis zum Schenkel völlig normal gestaltet, dagegen ist die Tibia enorm angeschwollen zu einem kolbigen Gebilde, der Tarsus zurückgebildet auf ein kleines viergliedriges Anhängsel, welches der glatten Außenfläche der Tibia in der Mitte aufsitzt (Fig. 401). Die kolbenförmige

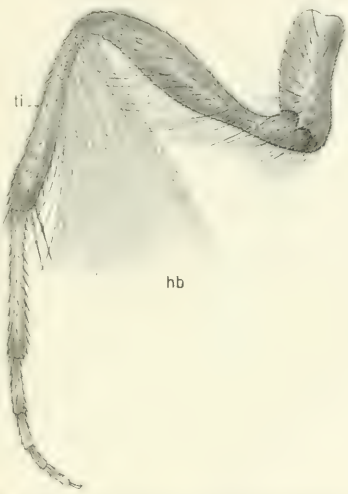


Fig. 400. Hinterbein des Männchens von Syrichthus malvae. (Nach Illig.) hb Dufthaarbüschel, ti Tibia.

Tibia ist der Träger des Duftorgans, ihr Inneres ist größtenteils erfüllt von mächtigen Drüsenzellen, deren Ausführgänge sämtlich einem auf der Innenfläche der Tibia gelegenen Duftfeld zustreben. Und diesem letzteren sitzt dann ein Büschel langgestreckter Duftschuppen auf, die wiederum das Sekret empfangen und zum Verdampfen bringen. Eine besondere Schutzvorrichtung verhütet auch hier ein unzeitiges Verdampfen, in der Ruhe werden die Tibiae mit ihrem gesamten Duftapparat von fein behaarten Taschen aufgenommen, die auf der Ventralfläche des ersten Abdominalsegmentes gelegen sind. Nicht bei allen männlichen Hepialiden ist dieser Duftapparat in der gleichen Weise ausgebildet, manchen fehlt er ganz, bei anderen, wie bei Hepialus lupulinus oder humuli, ist er nur angedeutet und bei einem kaukasischen Hepialiden, bei Phassus schamyl, stellt er in allen seinen Teilen eine unmittelbare Vorstufe des hoch spezialisierten Organes von Hepialus hectus dar.

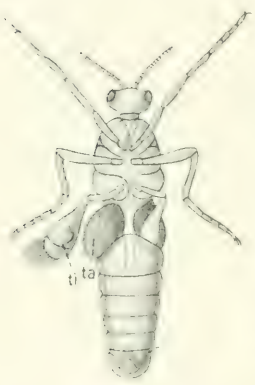


Fig. 401. Männchen von Hepialus hectus von der Unterseite. (Nach Bertkau, 1882[11], ergänzt nach Degener[11].) ta Aufnahmetasche, ti Tibia des dritten Beines.

Für die Mehrzahl der Tagfalter sind die weitaus wichtigsten Träger männlicher Duftapparate die Flügel. In der breiten Ausladung, wie sie bei diesen Faltern zumeist sich finden, mußten sie eine treffliche Ansatzstelle für solche Apparate abgeben, in ihrer relativ langsamen Schlagbewegung mußten sie aufs beste die Verdampfung und Verbreitung der Riechstoffe fördern. Die morphologische Grundlage der Drüsen bilden überall auf den Flügeln Duftschuppen. Solche unterscheiden sich von normalen Flügelschuppen zunächst durch eine im besonderen recht wechselnde Größe und Form (Fig. 402 A, B), sie sind vor allem aber dadurch ausgezeichnet, daß sie an ihrer in tiefe Alveolen eingesenkten Stielbasis stets mit einer oder mehreren großen Drüsenzellen, umgewandelten Hypodermiszellen, in Verbindung stehen (Fig. 402 C). Das Sekret der Drüsenzellen, dem ein besonderer Sammelbehälter am Ende der Drüsenzelle zur Verfügung stehen kann, gelangt zunächst in das von einem schwammartigen Chitingewebe erfüllte Innere der Duftschuppe, aus diesen Innenräumen durch zahllose, die Schuppenwand durchsetzende Poren auf die äußere Oberfläche der Schuppe und so schließlich an den Ort der Verdunstung. Die Duftschuppen selbst können ihrer Lage nach sich über die ganze Flügeloberfläche zerstreuen, so ist es bei vielen Pieriden und Lycaeniden (Fig. 403), sie können aber auch auf bestimmte Stellen der Flügel sich konzentrieren und dann zur Ausbildung scharf umgrenzter Duftflecke Veranlassung geben, die bald auf den Vorder- und bald auf den Hinterflügeln, bald auf der Ober- und bald auf der Unterseite liegen. Zahlreiche einheimische Satyriden, Thecla- und Colias-Arten, besonders aber viele exotische Falter der Familien der Papilioniden, Morphiden, Nymphaliden

sind im männlichen Geschlecht Träger solcher Duftflecke, die durch auffallende Färbung und Gestalt der Duftschuppen scharf aus der umgebenden Flügelfläche sich herausheben. Bei Colias beispielsweise bildet der Duftfleck ein ockergelbes

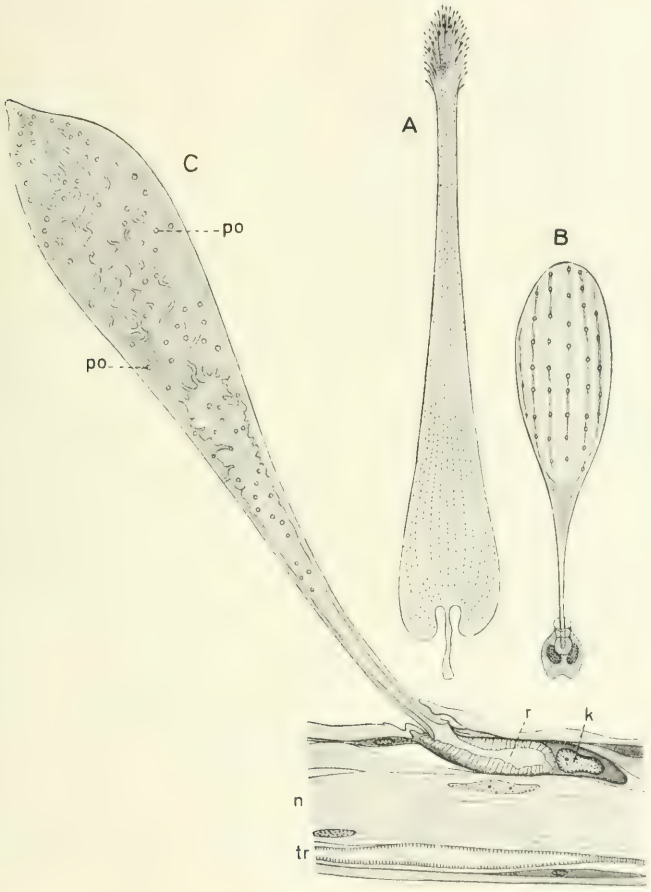


Fig. 402. Morphologie der Duftschuppen: A Flächenansicht einer federbuschartig auslaufenden Duftschuppe von Pieris napi, B desgleichen von einer schaufelförmigen Duftschuppe von Lycaena icarus, C Schnitt durch eine Duftschuppe von Aciptilia pentadactyla mit Ansatzstelle an der längs durchschnittenen Flügelader. (A und B nach Illig[41], C kombiniert nach Freiling[27].) k Kern der Drüsenzelle, n Nerv der Flügelader, po Porenöffnungen der Duftschuppe, r Sammelbehälter des Drüsensekretes, tr Trachee der Flügelader.

Feld auf der Oberseite der Hinterflügel, bei der hinterindischen Pieridengattung Eurema excavata einen schmalen langen Streifen von licht schieferblauer Farbe auf der Unterseite der Vorderflügel und so fort. Besondere Schutzvorrichtungen können wiederum einer unzeitgemäßen Verdunstung des Sekretes der Duftflecke vorbeugen, so beispielsweise bei der im tropischen Amerika heimischen Tagfalterfamilie der Neotropiden. Das Duftorgan liegt hier am Vorderrand des Hinterflügels auf dessen Oberseite als eine dicht mit Duftschuppen besetzte napfförmige Vertiefung der Flügelfläche (Fig. 404). Von hinten her wird dieser Duftfleck zunächst überlagert von einem Borstenbüschel, dazu greift aber weiter der Hinterrand des Vorderflügels derart über den Vorderrand des Hinterflügels und damit über den Duftfleck selbst hinweg, daß letzterer von dem häufig ganz glatten und spiegelblanken Haftfeld des Vorderflügels völlig von oben her gedeckt wird. Beim Ruhen und während des normalen Fluges pressen sich beide Flügelränder fest aufeinander und verhüten so jegliches Verdunsten der innerhalb des Duftfleckes produzierten Riechstoffe, bei der Betätigung des Duftorgans spreizen sich die Flügelränder auseinander, das deckende Borstenbüschel richtet sich auf und nun strömen ungehindert die Duftstoffe von den frei gewordenen Duftschuppen sowie von den sekretdurchtränkten senkrecht emporstehenden Chitinborsten des Deckbüschels aus.

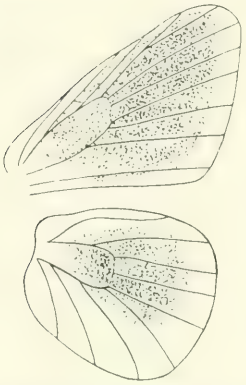


Fig. 403. Verbreitung der Duftschuppen auf den Flügeln des Männchens von Lycaena damon. (Nach Köhler[41].)

Schutzvorrichtungen sind ferner weit verbreitet in Form von Faltenbildungen. Solche können entstehen durch einfachen Umschlag des Flügelrandes,

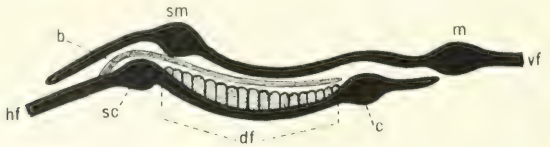


Fig. 404. Schematischer Querschnitt durch Duftflecken und die sich deckenden Flügelränder eines Neotropiden. (Nach Hirt[41].) b Borstenbüschel, c Costalader, df Duftfleck mit Duftschuppen, hf Hinterflügel, m Medianader, sc Subcostalader, sm Submedianader, vf Vorderflügel.

der sich schützend über den ihm anliegenden Duftfleck wölbt, so bei zahlreichen Hesperiden und Papilioniden; solche können hervorgerufen werden durch Erhebungen der Flügelfläche, so bei Danais-Arten. Das Duftorgan liegt hier auf der Oberseite des Hinterflügels unterhalb des ersten Astes der inneren Medianader (Fig. 405 A), erscheint äußerlich als ein erhabener, mit schwarzen Schuppen be-

deckter Fleck. Das Ganze ist in Wirklichkeit, wie ein Querschnitt (Fig. 405B) lehrt, eine Falte, die sich nahe der genannten Ader erhebt und mit ihrem freien, etwas eingerollten Rand nach hinten umschlägt. Der so entstehende Binnenraum ist im Inneren ausgekleidet von einem hohen, kleine elliptische Duftschuppen tragenden Drüsenepithel, er steht mit der Außenwelt nur durch einen schmalen Spalt in Kommunikation. Es wird so förmlich ein besonderer Behälter für die Sekretstoffe geschaffen.

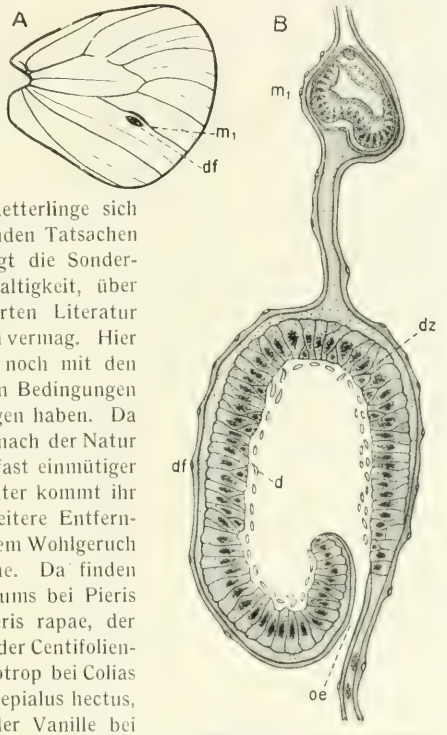


Fig. 405. Duftorgan des Männchens von Danais plexippus: A rechter Hinterflügel von der Oberseite, B Schnitt durch die Duftfalte und die benachbarte Flügelader. (Nach Illig[41].) d Duftschuppen, df Duftfleck, dz Drüsenzellen, m_1 erster Ast der inneren Medianader, oe Öffnungsspalt der Duftfalte.

Es mußte dieser Überblick über die Morphologie der Duftapparate männlicher Schmetterlinge sich auf die wesentlichen grundlegenden Tatsachen beschränken, im einzelnen zeigt die Sondergestaltung eine große Mannigfaltigkeit, über welche ein Studium der zitierten Literatur leicht weitere Auskunft zu geben vermag. Hier werden wir uns im besonderen noch mit den physiologischen und biologischen Bedingungen ihrer Wirksamkeit zu beschäftigen haben. Da erhebt sich zunächst die Frage nach der Natur der erzeugten Riechstoffe. In fast einmütiger Übereinstimmung aller Beobachter kommt ihr Duft, der häufig selbst auf weitere Entfernungen hin wahrnehmbar ist, dem Wohlgeruch von Blüten und Früchten nahe. Da finden wir den Duft des roten Geraniums bei Pieris brassicae, der Reseden bei Pieris rapae, der Citronenblüten bei Pieris napi, der Centifolienrose bei Oeneis norna, des Heliotrop bei Colias edusa, der Walderdbeere bei Hepialus hectus, der Ananas bei Colias hyale, der Vanille bei indischen Tagfaltern, der Muskatnuß bei Euploeen oder gar der Schokolade bei Satyrus semele. Wir sehen, es sind das ganz andersartige Riechstoffe, die hier zur Wirkung gelangen, wenn man sie etwa mit denen der Säugetiere vergleicht. Nur die einheimischen Schwärmer scheinen darin gegenüber ihren übrigen Ordnungsgenossen eine Ausnahme zu bilden, bei den Männchen von Sphinx ligustri wie von Protoparce convolvuli ist ein intensiver Moschusgeruch festzustellen. Man hat die Erzeugung der spezifischen Riechstoffe in unmittelbaren Zu-

sammenhang mit dem Charakter der Futterpflanze der Raupe zu bringen versucht, so daß also diese letztere gewissermaßen bereits die entscheidenden chemischen Baustoffe mit ihrer Nahrung aufnehmen würde. Ein mutmaßlicher Zusammenhang, dessen Beweis freilich auf einer sehr viel ausgedehnteren und festeren physiologisch-chemischen Grundlage zu erbringen wäre, als es bisher geschehen ist.

Über die Art der Verwendung dieser Riechstoffe liegt zwar kein allzureiches Beobachtungsmaterial vor, immerhin ist dasselbe ausreichend, um eine bestimmte Vorstellung gewinnen zu lassen. Tagfaltermännchen umwerben ihre Weibchen in charakteristischem Flugspiel: die Leucophasia-Männchen umgaukeln die auserwählten Weibchen unter langsamen klappenden Flügelbewegungen, die Colias-Männchen umtanzen sie in wirbelndem Flügelschlag, die Lycaenen-Männchen halten sich schwebend über ihnen mit ausgebreiteten vibrierenden Flügeln. Und dem im Liebesspiel erregten Männchen entströmt stärker als sonst der Duft seiner Flügelschuppen, kündet seine Gegenwart, den Drang seiner sexuellen Wünsche an, reizt auf zur Erwiderung und zur schließlichen Hingabe. In allen seinen einzelnen Phasen läßt sich dieser Ablauf der Geschehnisse verfolgen bei Hepialus hectus. Ein eigenartig hin und her schwingender Pendelflug des Männchens leitet das Liebesspiel ein, viertelstundenlang stationär an der gleichen Stelle. Weit ausgespreizt sind die Hinterbeine, die das Duftorgan tragen, im Umkreis eines halben Meters ist deutlich sein erdbeerartiger Duft wahrnehmbar. Findet sich ein Weibchen zu dieser Stelle, so nimmt es alsbald an dem gleichen Pendelflug teil, bis dann schließlich in der Regel der gemeinsame Lufttanz in der Paarung seinen Abschluß findet.

Es ist bezeichnend, daß spezifisch erregend wirkende Duftorgane nur die Männchen solcher Schmetterlinge besitzen, deren Weibchen gleich ihnen gute und ausdauernde Flieger sind, also die Männchen von Tagfaltern, Schwärmern, Eulen vor allem. Es genügt hier nicht das einfache Aufsuchen und Finden der Weibchen, wie es allein schon bei den trägen und passiven Spinnerweibchen das Männchen zum Ziele führt, es muß jetzt noch dazu das flüchtige Weibchen in seiner Beweglichkeit gehemmt, zum Verweilen eingeladen werden, und dazu bringen es die seinen Sinnen dargebotenen lusterregenden Riechstoffe.

Nur ganz vereinzelt kommt es unter Schmetterlingen vor, daß beide Geschlechter gleichzeitig Träger identischer Duftapparate sind. Duftschuppenanhäufungen finden sich in gleicher Ausbildung bei Männchen und Weibchen einzelner Hesperiden (Adopaea lineola), Pterophoriden (Aciptilia pentadactyla, Federmotte), der Notris verbascella, eines anderen Kleinschmetterlings. In wechselseitiger Anziehung und Erregung werden diese Duftapparate dann eine ähnliche Rolle spielen, wie sie den Hautdrüsen vieler Säugetiere zukommt. Indessen darf für diese Ausnahmefälle unter den Schmetterlingen wohl als ziemlich sicher angenommen werden, daß der primäre Zustand auch da einseitig männlicher Besitz von Duftschuppen war und daß sekundär erst die Aufhebung dieses dimorphen Zustandes sich vollzogen hat, ein Vorgang, der in seiner allgemeinen Bedeutung später (im 23. Kapitel) noch ausführlich zu würdigen sein wird.

Treten besondere Duftorgane als reine Erregungsorgane in durchgeführter Geschlechtsbegrenzung auf, so ist stets das männliche Geschlecht ihr Träger. Damit ist aber natürlich noch nicht gesagt, daß gar keine derartigen spezifischen Geruchsreize vom weiblichen Körper ausgingen. Wohl fehlen besondere Organe zu ihrer Erzeugung, aber dafür sendet der Körper selbst in seinen einzelnen Teilen zweifellos vielfach Riechstoffe von genügender Kraft aus, um eben als spezifisch weiblich stimulierend auf das Männchen zu wirken. Nirgends läßt sich das leichter durch die einfache Beobachtung dartun, als bei den Säugetieren, wo im besonderen die Geschlechtsteile der Weibchen zur Brunstzeit eine hohe Anziehungskraft auf das Geruchsorgan der Männchen ausüben und deren sexuelle Empfindungen aufs höchste steigern können. Seinen präzisesten äußeren Ausdruck findet das in dem sog. Flehmen der Hengste, Bullen und Böcke, wenn sie in der Folge des Beriechens der Geschlechtsteile brünstiger Weibchen bei hoch erhobenem Kopfe die Oberlippe in eigenartiger Weise gegen die Nasenöffnungen aufwärts biegen[42]. Auch dem Genitale des menschlichen Weibes haftet ein solcher spezifischer Geschlechtsgeruch an[43], zum Teil wohl den Sekreten akzessorischer Drüsen seinen Ursprung verdankend, und mancherlei anormale Erscheinungen des menschlichen Geschlechtslebens, wie etwa der Cunnilingus, sind wohl in ihren ursprünglichen Wurzeln auf seine Wirkung zurückzuführen. Doch auch andere Körperteile können einen solchen Geschlechtsgeruch ausströmen, bei Männchen übrigens ebenso sehr wie bei Weibchen, man denke nur an den alles durchdringenden Brunstgeruch von Schaf- und Ziegenböcken, des Rotwildes, man denke an die Erfahrungen aus dem menschlichen Geschlechtsleben, wo die Düfte der Haut, der Haare, des Mundes eine nicht geringe Rolle zu spielen vermögen[44].

16. Kapitel

Die Formen der geschlechtlichen Annäherung, die Methoden der Bewerbung und der Gewinnung der Weibchen

IV. Die sexuellen Locktöne

Verbreitung sexueller Lautorgane. Ihr vereinzeltes Auftreten bei Spinnen, Tausendfüßlern, Wasserwanzen und Schmetterlingen. Stridulationsorgane der Käfer. Stridulationsapparate der Heuschrecken und Grillen, ihre Morphologie und Verteilung auf die Geschlechter, ihre sexuelle Betätigung. Stimmorgane der Cikaden. Die Singtöne der schwirrenden Flügel als Geschlechtserkennungsmerkmale bei Culiciden und Chironomiden. — Sexuelle Lautorgane einzelner Fische. Stimmapparate der Frösche und Kröten, ihre Betätigung. Syrinx der Vögel. Pauken und Labyrinthe der Trachea männlicher Entenvögel. Schlingenbildungen der Trachea bei den Männchen der Paradiesvögel, der Hokkos, von Anseranas, bei den Weibchen von Rhynchaea. Kehlsäcke der männlichen Trappen. Anteil der luftgefüllten Speiseröhre an der Hervorbringung von Balzrufen bei den Männchen von Eupodotis australis, von Botaurus. Biologische Bedeutung der Paarungsrufe der Vögel. Die Stimmen der Säugetiere.

Erzeugung von Tönen ist im Tierreiche recht beschränkt, seine beiden höchststehenden Stämme, die Gliedertiere und die Wirbeltiere, sind es allein, welche einer solchen fähig sind. Bei ersteren sind es ganz allgemein äußere Körperteile, die in irgendeiner Form durch mechanische Reibung gegeneinander in Bewegung gesetzt unter Schwingungen den Ton hervorrufen (Stridulationsorgane), bei den Wirbeltieren ist es vorzugsweise der Atemapparat, der mit irgendwelchen, in besonderer Weise dafür umgebildeten, die Atemluft für ihre spezifischen Zwecke beanspruchenden Teilen das eigentliche Stimmorgan liefert.

Tierische Laute sind ein bedeutsames Hilfsmittel zur gegenseitigen Verständigung. Treten sie als solches Verständigungsmittel in den Dienst der Geschlechtlichkeit, so beschränkt sich zwar ihre Aufgabe, insofern zumeist nur das eine Geschlecht den Reiz aussendet, das andere ihn empfängt, es bringen sich dafür diese sexuellen Laute aber mit um so größerer Intensität zur Geltung und Wirksamkeit. Sexuelle Lautorgane erscheinen in ihrem Vorkommen eigenartig zerstreut, innerhalb großer systematischer Einheiten treten sie häufig ganz ver-

einzelt und isoliert auf, sie können aber auch allgemeine Charaktereigenschaften größerer systematischer Verbände werden.

Einem vereinzelten Auftreten sexueller Lautorgane begegnen wir bei niederen Typen von Gliedertieren. So bei Spinnen[1], wo manche Familien (Sicariiden, Theraphosiden, Linyphia-Arten) Lautorgane in beiden Geschlechtern besitzen — man hat sie als Abwehrorgane, als Organe der Abschreckung vor einem mit gefährlichen Giftwaffen ausgerüsteten Gegner gedeutet —, wo aber bei einigen wenigen Gattungen solche Lautorgane sich durchaus auf das männliche Geschlecht beschränken und dann zweifellos im Dienste der geschlechtlichen Verständigung stehen. Es handelt sich hier um Stridulationsorgane typischster Form, die an der Grenze zwischen Cephalothorax und Abdomen gelegen sind, also zwischen den beiden Abschnitten des Körperstammes, die allein am Spinnenkörper gegeneinander bewegt werden können. Bei Steatoda wird eine mit Zähn-

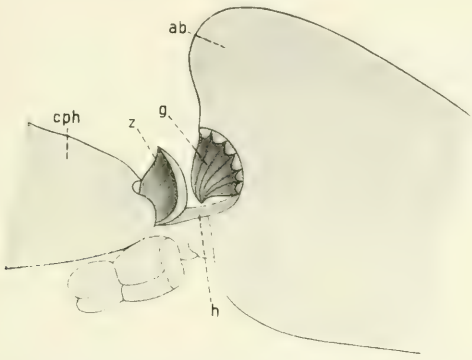


Fig. 406. Stridulationsorgan einer männlichen Cambridgea antipodiana, in seitlicher Ansicht. (Nach Pocock[1].) ab Abdomen, cph Cephalothorax, g Abdominalgrube (in der Mitte durchschnitten gedacht), h Chitinplatte des Stieles, z Zahn.

chen besetzte Vertiefung des Abdomens gegen feine Querrillen des Cephalothorax gestrichen und bei Cambridgea, einer neuseeländischen Spinne, steht einer von Rillen und Kanten durchzogenen Grube des Abdomens ein vom Hinterrand des Cephalothorax sich erhebender Zahn gegenüber (Fig. 406). Alle diese Teile sind ebenso wie der Stiel, der Cephalothorax und Abdomen verbindet, stark chitinös, über ihre Anwendung im einzelnen ist bis jetzt nichts weiter bekannt, als daß eben durch Reiben des Zahnes an den Rauhigkeiten der Grube ein Ton erzeugt wird. In einem Falle wendet das Spinnenmännchen ein sehr viel einfacheres Verfahren an, um dem Weibchen seine Gegenwart anzuzeigen. Das Männchen der Pisaura mirabilis schlägt mit der Spitze seines in rasche zitternde Bewegung versetzten Abdomens in schneller Folge auf eine Unterlage und bringt so ein eigenartig knarrendes oder trommelndes Geräusch hervor, das zweifellos die Anlockung des Weibchens bezweckt[2].

Ganz vereinzelt finden sich weiter sexuelle Lautorgane bei Myriapoden, und zwar ist es hier die madagassische Gattung Sphaerotherium aus der Familie der Glomeriden, deren Männchen an ihren Gonopoden Stridulationsorgane wechselnden Aufbaues tragen[3], nur vereinzelt finden sich solche ferner in den Insektenordnungen der Rhynchoten und Lepidopteren. Unter den ersteren sind es einige Wasserwanzen, die Gattung Corixa und ihre nahen Verwandten, deren eines Geschlecht, auch hier das männliche, mit einem besonderen Lautorgan vom Typus eines Stridulationsorganes ausgerüstet ist[4]. Eine Reibplatte wird gebildet von der quergerieften Oberfläche der Saugrüsselspitze (Fig. 407 A), das Reibinstrument wird geliefert von den Vorderbeinen, deren einziges schaufelartig umgestaltetes Tarsalglied (Pala) von einer oder mehreren Reihen kurzer Chitinzäpfchen besetzt ist (Fig. 407 B). Leicht kann man beobachten, wie das Insekt mit Hilfe seiner langen Hinterbeine sich an einem Gegenstand im Wasser festhält, in dieser Haltung die kurzen Vorderbeine rasch vor dem Kopf bewegt und dabei durch Reiben der Chitinzäpfchen des Vordertarsus an den Querleisten der Rüsselspitze einen hohen Ton erzeugt, der dem Geräusch eines auf einem Topfrand gestrichenen Messers nicht unähnlich klingt. Der Ton wird in Zwischenräumen vier- bis fünfmal hintereinander wiederholt, er ertönt besonders zur Paarungszeit in den Abend- und Nachtstunden und dient sicherlich dem Anlocken der Weibchen. Besonders bemerkt zu werden verdient noch, daß gerade die Formen, deren Männchen das beschriebene Stridulationsorgan tragen, daß gerade diese (Corixa, Sigara) auch mit einem besonderen metathorakalen Tympanalorgan, also mit einem Gehörorgan ausgestattet sind.

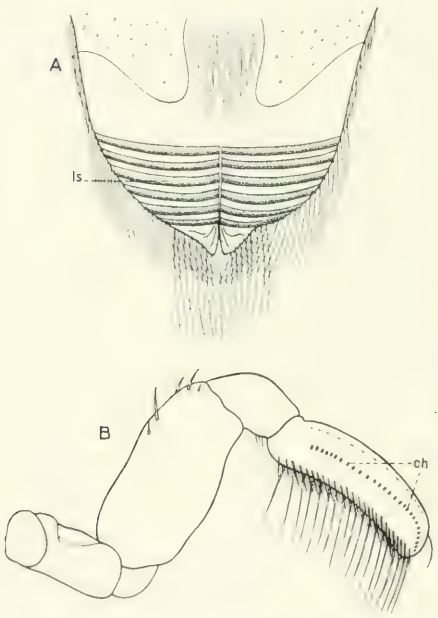


Fig. 407. Stridulationsapparat des Männchens von Corixa geoffroyi: A Rüsselspitze mit Querleisten (ls). B Vorderbein mit Chitinzäpfchenreihe (ch) auf dem Tarsus. (Nach Handlirsch[4].)

Etwas häufiger schon werden sexuelle Lautäußerungen wirksam bei männlichen Schmetterlingen[5]. Ihre Erzeugung steht stets im Zusammenhange mit der Flügelbewegung, ihr Mechanismus kann auch hier durchaus einen Stridu-

lationsapparat vorstellen. Am vollendetsten wohl bei einem indischen eulenartigen Falter aus der Familie der Agaristiden, bei Aegocera tripartita. Während seines Dämmerungsfluges läßt hier das Männchen ein lautes tickendes Geräusch hören und dies kommt dadurch zustande, daß bei jedem Flügelschlag die geriefte Unterseite einer tief ausgehöhlten schuppenfreien Membran, die fast den ganzen Vorderrand der Vorderflügel einnimmt, gestreift wird von ausgestreckt getragenen, mit starken Chitinstacheln besetzten Vordertarsen (Fig. 408). Eine ähnliche, nur wenig modifizierte Einrichtung zeigt die nahe verwandte australische Gattung Hecatesia, ihre Männchen bringen einen mehr summenden Ton hervor. Bei anderen Faltern sind es dann ausschließlich die Flügel, welche in dem Zusammenwirken von Vorder- und Hinterflügel die Grundlagen des Stimmapparates abgeben. So ist es bei dem Männchen des japanischen Spinners Dionychopus niveus, wo beide Flügel nahe der Wurzel je eine aus starken Chitindornen bestehende Bürste tragen, und zwar die Vorderflügel auf der Unterseite, die Hinterflügel auf der Oberseite. Beide Bürsten werden unter zitternder, hin und her gleitender Flügelbewegung gegeneinander gerieben und ein nicht sehr lautes zirpendes Geräusch ist der Effekt. Einfachere Vorrichtungen dieser Art finden sich bei manchen einheimischen Vanessa-Arten. Bei Vanessa antiopa und io reibt sich eine vorspringende gekerbte Ader längs des Hinterrandes der Vorderflügel an einer Hinterflügelader und ruft einen zarten Ton hervor, der sich namentlich während der Werbung der Männchen um die Weibchen hören läßt. Etwas andersartig scheint der Mechanismus zu sein, der bei den Männchen gewisser Noctuen Töne hervorzubringen vermag. So trägt das Männchen der in Südeuropa häufigen Eule Thecophora fovea auf den Hinterflügeln eine erweiterte Vertiefung der Flügelmembran, welche durch schnelles Überstreichen mit den Vorderflügeln in Vibration versetzt wird, dadurch einen Ton erzeugt, und bei den Männchen der indischen Noctuengattung Argiva hat sich zwischen den Adern der Hinterflügel gar ein förmliches System starker Falten ausgebildet, deren Schwingungen ein lautes knatterndes Geräusch verursachen. Am abweichendsten mag wohl der Schallapparat des Männchens eines alpinen Flechtenspinners, der Endrosa aurita (var. ramosa) gestaltet sein. Hier scheinen die Töne durch Schwingungen der Ränder thorakaler Stigmenspalten erzeugt zu werden, während eine unter der Ansatzstelle des letzten Fußpaares gelegene Schallblase zu ihrer Verstärkung dienen kann. Eine Beziehung zu den Flügeln ist indessen auf alle Fälle auch hier vorhanden, nur bei aktiver Flügelbewegung ertönt das Geräusch, das im übrigen einen intermittierend knackenden Charakter von ziemlich hoher Tonlage aufweist. Es stehen diese Töne in einem unschwer erkennbaren ganz direkten Zusammenhang mit dem Sichfinden der Geschlechter. Wenn ein Männchen von Endrosa in niederem Fluge einem verborgen im Grase sitzenden

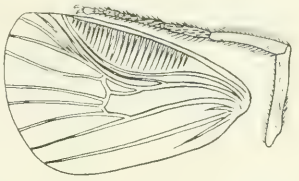


Fig. 408. Vorderflügel und Vorderbein von Aegocera tripartita. (Nach Hampson[5].)

Weibchen sich nähert, so beginnt dieses letztere in rhythmischem Takt den Hinterleib hin und her zu bewegen oder in zitternde Bewegungen des Körpers und der Flügel auszubrechen. Diese Reaktion ist eine unmittelbare Folge der Wahrnehmung des knackenden Geräusches der flatternden Männchen, sowie dieses aufhört, beruhigt sich auch das Weibchen sofort, während andererseits die so offensichtlich sich äußernde Erregung des Weibchens das Männchen auf seine Gegenwart aufmerksam macht. Es dienen also diese sexuellen Töne wiederum in gleichem Maße zum Erkennen wie zur sinnlichen Erregung der Geschlechter. Es können solche Töne zuweilen von beiden Geschlechtern zugleich ausgehen und dann die gegenseitige Anziehung fördern. Das gilt für den südamerikanischen Nymphaliden Ageronia feronia, wo in beiden Geschlechtern ein an der Wurzel der Vorderflügel gelegener membranöser Sack in Verbindung mit chitinösen Hakenfortsätzen des Thorax weithin schallende, wie klick-klick klingende Töne hervorzurufen vermag.

Eine sehr allgemeine weite Verbreitung weisen Stridulationsorgane innerhalb der Ordnung der Coleopteren auf[6]. Zumeist handelt es sich hier um eine stark chitinisierte Reibplatte, die auf ihrer Oberfläche von zahlreichen feinen parallel gelagerten Leisten überzogen ist und die gestrichen wird von scharfen Kanten angrenzender Körperteile. Die Vibration der gestrichenen Reibleisten erzeugt dann den Ton. Zweifellos stehen diese Töne in der Regel nicht in Zusammenhang mit dem Geschlechtsleben, das geht daraus hervor, daß einmal gar nicht so selten auch die noch völlig geschlechtsunreifen Käferlarven derartige Stridulationsapparate besitzen, daß ferner zumeist diese Organe in beiden Geschlechtern ganz gleich gebaut sind. Eine gewisse Bedeutung für das Geschlechtsleben dürfen wir wohl nur dann hier erschließen, wenn tatsächliche Verschiedenheiten im Bau der Stridulationsorgane beider Geschlechter nachweisbar sind, oder wenn gar nur das eine Geschlecht der Träger solcher ist. Ersteres finden wir bei der Gattung Oryctes, wo die am Hinterende des Abdomens gelegene und von der Hinterkante der Elytren gestrichene Stridulationsplatte beim Weibchen zahlreichere und feinere Leisten trägt als beim Männchen. Noch stärker wird dieser sexuelle Gegensatz bei einem anderen Lamellicornier, bei dem westafrikanischen Xenodorus, wo die scharfen und hohen Reibleisten der abdominalen Reibplatte des Männchens beim Weibchen kaum angedeutet sind und somit überhaupt nur das Männchen Töne hervorbringen kann. Schließlich finden wir dann eine absolute Beschränkung auf das eine Geschlecht. Die Fälle sind nicht zahlreich. Rein männliche Charaktere sind Stridulationsorgane unter den Lamellicorniern bei dem brasilianischen Dynastiden Acerus, wo sie abdominale Reibplatten darstellen, unter den Curculioniden bei Cryptorhynchus lapathi, wo quergerillte Reibplatten der Elytrenränder gegen den scharfen Rand des darunter liegenden Hinterleibes gerieben werden, unter den Hispiden bei Spilispa imperialis, wo die auf der Kopfoberseite gelegene Reibplatte gegen das Pronotum bewegt wird. Rein weiblich ist der Stridulationsapparat bei dem Bostrychidengenus Phonapate, wo eine am Femur des Vorderbeins gelegene Reibplatte gegen einen lateralen Kiel des Prothorax gestrichen wird. Über die Verwendung aller dieser Apparate ist gar nichts bekannt.

Eine ganz enorme, ja fast ausschließliche Bedeutung für das Geschlechtsleben gewinnen aber dann die Stridulationsorgane der Heuschrecken und Grillen[7]. Hier sind Lautäußerungen zu wahrhaftem Allgemeingut der gesamten Tiergruppe geworden und ein hoch entwickelter Gehörapparat vermittelt in den Tympanalorganen deren Wahrnehmung. Wir müssen zunächst den ziemlich komplizierten Bau der Lautorgane kennen lernen, berücksichtigen dabei vorerst nur das männliche Geschlecht. Wie in jedem Stridulationsorgan, so sind auch hier zwei Hauptbestandteile vorhanden, eine Reibfläche und eine dagegen streichende Kante. Beide liegen bei den Grylliden und bei den Locustiden auf den Vorderflügeln, wo sie umgestaltete Flügeladern darstellen. Die Reibfläche wird als Schrillader bezeichnet und gewinnt ihren besonderen Charakter durch einen Besatz von Chitinzähnchen, die darüber streichende Kante stellt sich als Schrillkante dar und ist als solche durch die starke Chitinisierung ihres scharfen Randes ausgezeichnet. Am primitivsten präsentieren sich wohl die Verhältnisse bei der Maulwurfsgrille. Schrillader wie Schrillkante liegen auf der ventralen Flügelfläche. Die Schrillader geht hervor aus einer Umbildung der in stark gekrümmtem Bogen gegen den dorsalen Innenrand des Flügels verlaufenden vierten Flügelader, die Schrillkante bildet sich heraus aus Teilen der unmittelbar am dorsalen Innenrand verlaufenden sechsten Flügelader (Fig. 409). Dazu treten können dann noch sog. Nebenschrilladern, indem benachbarte Flügeladern gleichfalls Chitinzähnchen entwickeln. Beide Flügel tragen genau die gleichen Vorrichtungen, sie arbeiten derart zusammen, daß bei erhobenen stark vibrierenden Vorderflügeln die Schrillkante des einen Flügels mit der Schrillader des anderen in reibende Berührung kommt, wobei dann ein kontinuierliches, aus langgezogenen tr.....r Tönen bestehendes Gezirpe hervorgebracht wird. Beide Flügel können gegeneinander ausgewechselt werden, es kann von jedem bald die Schrillader, bald die Schrillkante in Funktion treten.

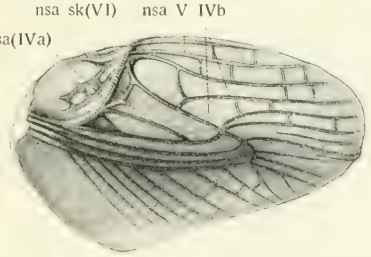


Fig. 409. Ventralansicht des Vorderflügels einer männlichen Gryllotalpa vulgaris. (Nach Regen[7].) nsa Nebenschrilladern, sa Hauptschrillader, sk Schrillkante, IV—VI Flügeladern.

Das erfährt eine weitere Spezialisierung bei den echten Grillen. Wohl sind da zunächst noch durchaus beide Flügel mit Schrillader und Schrillkante versehen, wie beispielsweise bei Gryllus campestris, aber eine bestimmte Arbeitsteilung in den Verrichtungen beider Flügel ist insofern eingetreten, als nur noch die Schrillader des rechten Vorderflügels, die Schrillkante des linken benutzt wird. Bei Oecanthus pellucens sind dann auch stärkere morphologische Differenzen zwischen beiden Vorderflügeln nachweisbar, insofern die Schrillkante des rechten Flügels vielfach rückgebildet ist, und bei Nemobius sylvestris fehlt die rechte Schrillkante stets, hat die linke Schrillader einen Teil ihrer Zähnchen ein-

gebüßt. Im übrigen ist bei den Grillen der ganze Tonapparat in seinen einzelnen Teilen hoch entwickelt. Die Chitinzähnchen der aktiven Schrillader werden vielfach zu verbreiterten Zirpplatten, die Schrillkante zeigt sich als stark chitini-

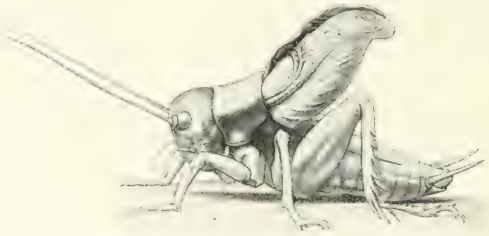


Fig. 410. Männliches Tier von Gryllus campestris in zirpender Stellung. (Nach Regen[7].)

sierter scharfer Vorsprung. Auch hier werden beim Zirpen die Vorderflügel hoch aufgestellt (Fig. 410), gleiten unter starker Vibration der Flügel Schrillader und Schrillkante übereinander hin und erzeugen so die abgerissenen schrillen Laute.

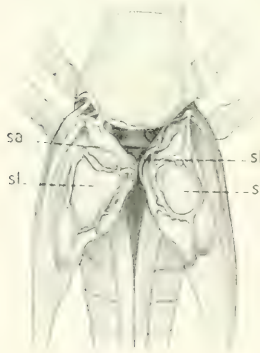


Fig. 411. Männchen von Locusta viridissima von der Dorsalseite. (Nach Regen[7].) s Spiegel des rechten Flügels, sl entsprechendes Flügelfeld der linken Seite, sa durchscheinende Schrillader, sk Schrillkante.

Das zeigt sich noch höher spezialisiert bei den Laubheuschrecken, den Locustiden. Zunächst ist der den Tonapparat tragende Abschnitt des Vorderflügels scharf gegenüber dessen übrigen Teilen abgesetzt — was übrigens auch bei den Grillen schon angedeutet ist —, er läßt sich als ein auf der Rückenfläche gelegenes, an den Prothorax angrenzendes verbreitertes Dorsalfeld von dem seitlich dem Körper anliegenden schmäleren Seitenfeld leicht unterscheiden (Fig. 411). Nicht selten sind die Vorderflügel zu gedrungenen schuppen- oder schalenförmigen Gebilden verkürzt, dann bestehen sie zum größeren Teil aus eben dem Dorsalfeld mit dem Tonapparat (Fig. 412). Die bei den Grillen bereits eingeleitete Arbeitsteilung ist auch hier durchgeführt, in der Regel trägt der linke Vorderflügel auf seiner Unterseite die Schrillader, der rechte an seinem Innenrande die scharfe Schrillkante. Der linke Vorderflügel ist zudem meist kräftiger und derber, der rechte dünn und durchsichtig, was gleichfalls bei den Grillen schon angedeutet sein kann. Gelegentlich kann auch eine rechte Schrillader sehr wohl noch vorhanden sein, sie wird aber nie mehr benutzt. Besonders bemerkenswert ist ferner, daß nicht selten zu der Hauptschrillader noch Nebenschralladern hinzutreten können, die dann aber stets auf der Dorsalfläche der Flügel gelegen sind,

und zwar besonders auf dem rechten, da dieser, um beim Zirpen seine Schrillkante mit der auf der Unterfläche des linken Flügels gelegenen Schrillader in Berührung bringen zu können, ja stets der untere sein muß und in dieser Lage seine Dorsalfläche bezüglich deren Adern leicht der Reibung von Kanten und Adern des linken Flügels ausgesetzt sind. Zu dem allen tritt noch eine schallverstärkende Einrichtung hinzu. Es bildet sich der sog. Spiegel (Tympanum) aus, ein von stark verdickten Adern umzogenes, durchsichtiges, stark glänzendes Feld (Fig. 411), dessen Membran beim Reiben des eigentlichen Stridulationsapparates in Mitschwingungen gerät und so als Schallverstärker funktioniert. In voller Ausbildung findet sich der Spiegel vor allem auf dem rechten Flügel, doch ist er auch auf dem linken angedeutet. Es kann dieser Resonanzboden bei tropischen Formen, wie beispielsweise bei der Gattung Corycus[8], noch sehr bedeutend verstärkt sein, wenn die häutigen Membranen der von kräftigen Adern umschlossenen Flügelmaschen in ihrer Gesamtheit mitschwingen und so in der Tat ganz außerordentlich laute Töne produzieren. Im allgemeinen freilich sind die Töne der Laubheuschrecken nicht so hell und so stark wie die der Grillen, bei Decticus sind es ebenfalls abgerissene Zirplaute, bei Locusta dagegen kontinuierliche Schrilltöne.

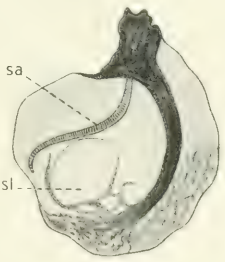


Fig. 412. Linker Vorderflügel des Männchens von Bradyporus cinctus. (Nach Petrunkewitsch und v. Guaita[7].) sa Schrillader, sl Spiegelfeld.

Bei Grillen und Laubheuschrecken sind also ausschließlich die Vorderflügel die Träger der einzelnen Teile des Stridulationsapparates, es erfährt dieses Verhalten eine bedeutsame Änderung bei der letzten Gruppe der saltatoren Orthopteren, bei den Feldheuschrecken, den Acridiiden. Ihren Sitz auf den Vorderflügeln behält nur die Schrillkante bei, gebildet aus einer vorspringenden, durch eine besondere Chitinleiste verstärkten lateralen Flügelader. Die Schrillader dagegen ist verlegt auf die Innenseite der Oberschenkel der Hinterbeine, wo sie eine mit zylindrischen oder knopfförmigen Chitinzäpfchen besetzte Längsleiste darstellt (Fig. 413). Diese Zäpfchen sind zweifellos aus umgewandelten Chitinhaaren hervorgegangen, hier und da sind solche zwischen den Zapfen noch anzutreffen (Fig. 413B). Der ganze Stridulationsapparat wird dadurch in Tätigkeit gesetzt, daß unter reibenden Bewegungen der Oberschenkel deren Schrillader gegen die Flügelkante, bezüglich die hier gelegene Schrillkante gestrichen wird, wodurch dann wiederum ein zirpendes Geräusch entsteht. Bei einzelnen Vertretern der Acridiiden, bei Pneumora und der Mehrzahl der Eremobiinen, kann übrigens schließlich der ganze Stridulationsapparat von den Flügeln auf den Körper verlagert werden, insofern die Schrillader wie bisher auf den Hinterschenkeln liegt, die Schrillkante aber jetzt als eine mit Querstegen besetzte Leiste am dritten Abdominalsegment sich findet. Und wieder bei anderen, wie bei Pezotettix pedestris[9], scheint der Stridulationsapparat völlig verloren gegangen zu sein.

Alles bisher Gesagte gilt nur für die Männchen der Grillen und Heuschrecken. Wie steht es nun bei den Weibchen? Da fehlt jegliche Spur eines Stridulationsapparates allen Grillenweibchen mit einziger Ausnahme der Maul-

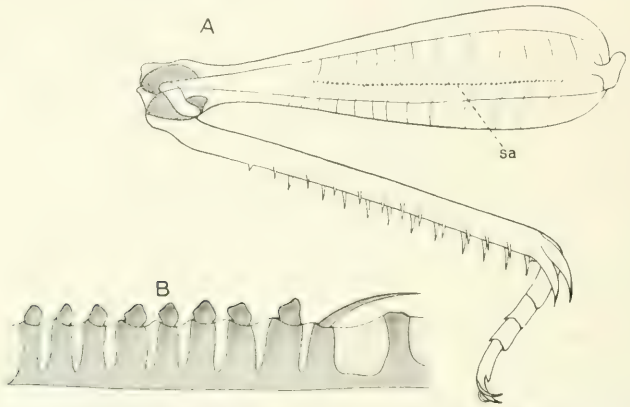


Fig. 413. Stridulationsapparat der Acridiiden: A Hinterbein des Männchens von Stauronotus maroccanus, von der Innenseite mit der Schrillader (sa); B Seitenansicht der Schrillader des Männchens von Gomphocerus melanopterus, bei stärkerer Vergrößerung. (Nach Petrunkewitsch und v. Guaita[7].)

wurfsgrille. Hier sind bei den Weibchen sowohl Schrillkante wie Schrilladern nachweisbar, aber erstere ist weniger hoch spezialisiert, letztere treten in Form zerstreuter, mit nur schwachen Zahngebilden ausgerüsteter Schrilladern an vierter und fünfter Flügelader auf. Das ganze Flügelgeäder ist beim Weibchen viel weniger stark in Hinsicht auf den Stridulationsapparat umgebildet (Fig. 414), ein einfacher kurzer, zirpender Laut ist das einzige, was von ihm hervorgebracht werden kann. Sehr verbreitet sind Schrilladern und Schrillkanten unter den weiblichen Locustiden, aber dann zumeist so, daß erstere nur als Nebenschrilladern auf der Oberseite des rechten Vorderflügels sich finden und als solche von mehr oder weniger scharf ausgeprägten Nebenschrillkanten des linken Vorderflügels gestrichen werden. Die auf dem linken Vorderflügel gelegene Hauptschrillader des Männchens ist dagegen in der Regel nicht entwickelt, nur bei Formen mit sehr stark verkürzten Vorderflügeln kann auch sie im weiblichen Geschlecht

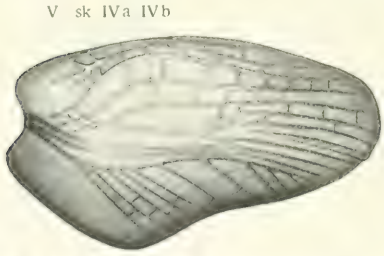


Fig. 414. Vorderflügel des Weibchens von Gryllotalpa vulgaris. (Nach Regen[5].) sk Schrillkante, IV—V Flügeladern.

vorhanden sein. Wir werden auf die allgemeine morphologische Bedeutung dieser Verhältnisse bei einer späteren Gelegenheit, im 23. Kapitel, nochmals zurückzukommen haben. Und endlich zeigen auch die Weibchen der Acridiiden vielfach Andeutungen des Stridulationsapparates der Männchen, aber die Schrillader der Hinterschenkel ist bei ihnen sehr viel schwächer entwickelt, vor allem sind deren Chitinzäpfchen weniger zahlreich, kleiner und weniger scharf ausgeprägt, häufiger noch durch Chitinhaare vertreten (Fig. 415). Es vermögen daher mit ihnen auch nur leise, kaum hörbare Töne von den Weibchen hervorgebracht zu werden.

Alle diese Lautäußerungen stehen in unverkennbarstem Zusammenhange mit der geschlechtlichen Betätigung[10]. Zunächst werden sie vom Männchen

Fig. 415. Seitenansicht der Schrilladerdes Weibchens von Gomphocerus melanopterus (Nach Petrunkewitsch und v. Guaita[7].)

ganz unzweifelhaft zum Anlocken der Weibchen verwendet. Stundenlang können die Grillenmännchen unermüdlich ihr Gezirpe hören lassen, bis endlich ein Weibchen in ihre Nähe kommt. Die Männchen mancher Feldheuschrecken, wie etwa des Stenobothrus lineatus, durchtasten förmlich mit ihrem Zirpen ihr Wohngebiet, insofern sie durch stete Ortsveränderung ihre Lockrufe weiter und weiter tragen, manche Locustidenmännchen stimmen ihr Zirpen im Chorus nach bestimmtem Takt und Rhythmus an, und was dergleichen Besonderheiten im Benehmen der musizierenden Männchen noch mehr sind. Die Wirkung auf die Weibchen ist unmittelbar festzustellen, wenn diese, wie man bei Decticus beobachten konnte, von verschiedenen Seiten her auf die zirpenden Männchen zueilen. Hat der Gesang des Männchens dann ein Weibchen herbeigeführt, so ändert ersteres von Grund aus seine Stimme. An Stelle der schrillen Töne treten sanftere, leise schmetternde oder säuselnde, welche nun im besonderen die Weibchen zu all den merkwürdigen Handlungen einladen sollen, die der eigentlichen Paarung vorausgehen (vergl. S. 384). Hier und da antwortet sogar das Weibchen den geschlechtlichen Gefühlsäußerungen des Männchens durch besondere leise Zirptöne, wie sie durch seinen einfacheren Lautapparat ausdrückbar sind. Wie empfindsam der Organismus der Heuschrecken in seiner geschlechtlichen Betätigung auf die Wahrnehmung von Tönen eingestellt ist, das bezeugt wohl am besten die Tatsache, daß die Männchen einer Locustide, denen ein Zirporgan völlig fehlt, daß diese eine andere Form der Lautproduktion sich zu eigen gemacht haben. Die Männchen von Meconema varium leiten ihre

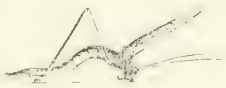


Fig. 416. Männchen von Meconema varium während des Trommelns. (Nach Gerhardt[11].)

Werbung um das Weibchen, die sich übrigens bei völliger Dunkelheit abspielt, dadurch ein, daß sie in eigenartig gekrümmter Stellung ihre Hinterleibsspitze in rascher Folge heftig gegen den Boden schlagen (Fig. 416) und so ein lautes trommelndes oder schnurrendes Geräusch hervorrufen[11].

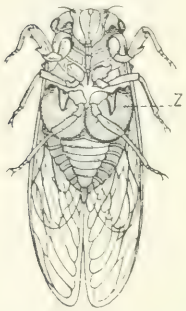


Fig. 417. Männchen der Singcikade (Cicada plebeja) von der Ventralseite, mit Zirporgan (z). (Nach Landois[6].)

So hoch entwickelt und machtvoll die Stimmapparate der Grillen und Heuschrecken in ihrer Betätigung sein mögen, sie werden übertroffen von dem Stimmapparat der männlichen Cicaden, dem gewaltigsten, den wir bei Insekten antreffen[12]. Man kann wohl füglich behaupten, daß hier der größere Teil des Körpers dem Stimmorgan dienstbar gemacht ist. Äußerlich sichtbar tritt dasselbe ventralwärts auf der Grenze zwischen Thorax und Abdomen in Form zweier mächtiger schuppenartiger Gebilde hervor (Fig. 417). Die morphologische Grundlage der Tonerzeugung ist hier eine ganz andere als bei den bisher betrachteten Insekten, wir finden hier keinen Stridulationsapparat, es ist vielmehr eine schwingende Membran, die durch ihre Vibrationen den Ton hervorruft. Diese Membran, Trommelhaut hat man sie genannt, ist ausgepannt an den Seitenteilen des ersten Abdominalringes als eine dünne, mit Verdickungsleisten versehene, gewölbte Chitinhaut (Fig. 418). An ihr setzt sich nach innen ein besonderer Muskel an. Seine Kontraktion biegt die Trommelhaut nach innen, doch hebt deren Elastizität nach dem Erschlaffen des Muskels diese Verbiegung wieder auf und läßt die Membran nach außen schnellen, worauf die Trommelhaut im Pendeln um ihre Gleichgewichtslage in schnell hin und her schwingende Bewegung gerät. Diese Schwingbewegungen werden durch erneute Muskelzüge immer wieder von neuem angeregt, und diesem letzteren Vorgang entspricht stets ein Anschwellen des Tones, der dann während der Eigenschwingung der Trommelhaut allmählich wieder abflaut. Doch hängt die Stärke des Tones vor allem noch ganz wesentlich ab von einem besonderen Resonanzapparat, der sich im Körper der Cicade befindet. Es erscheint dieser ganze Körper durch ein schräges, an der Grenze von Meso- und Metathorax gelegenes chitinöses Diaphragma förmlich in zwei Teile zerlegt. Der vordere umfaßt Kopf-, Pro- und Mesothorax und ist unverändert, der hintere besteht aus Metathorax und Abdomen, er stellt fast in seiner

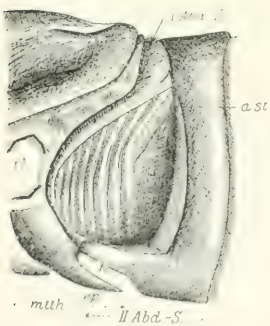


Fig. 418. Lautapparat einer männlichen Cikade, von der Seite gesehen. (Nach Prochnow, 1912[12].) Abd.S. Abdominalsegmente, ast Ansatzstelle des Trommelmuskels, ep Episternit des Metathorax, fl Ansatzstelle des Hinterflügels, h Intersegmentalhaut, l und n Verdickungsleisten der Trommelhaut, mtth Metathorax.

ganzen Ausdehnung eben diesen Resonanzapparat dar. Von Organen ist dieser Abschnitt fast ganz frei, da Darm und Bauchganglienkette sich in ihm dicht der ventralen Abdominalwand anschmiegen, der Genitalapparat auf die letzten Segmente konzentriert ist. In seiner Gesamtheit bildet er so einen mächtigen von Luft erfüllten Hohlraum, dessen vordere Intersegmentalhäute besonders stark entwickelt und eigenartig umgebildet sind, dessen mitschwingende Teile den an sich schwachen Ton der schwingenden Trommelhaut gewaltig zu verstärken vermögen. Von außen her gedeckt und geschützt wird dann endlich der ganze Apparat in seinen feinhäutigen Teilen durch die großen, über das zweite Abdominalsegment hinausreichenden klappenartigen Episternite des Metathorax (Fig. 417). Das alles ist nur bei den Männchen wohlentwickelt, sie sind es auch allein, welche ihre schrillen Zirptöne in monotoner Folge unermüdlich hören lassen, wobei häufig die Stimmen von hunderten von Individuen sich in gemeinsamem Takt und Rhythmus vereinigen[13]. In gewaltiger Eindringlichkeit zeigen sie so ihre Gegenwart dem weiblichen Geschlecht an und man hat auch hier direkt beobachten können, wie die Weibchen sich in der Nähe musizierender Männchen ansammelten.

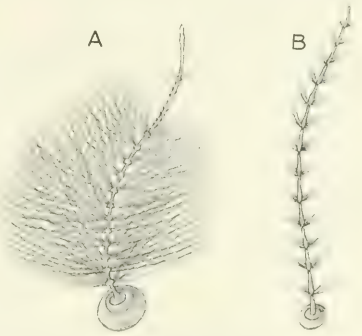


Fig. 419. Männlicher (A) und weiblicher (B) Fühler einer Stechmücke (Culex). (Nach Miall[16].)

Als Tonapparat stehen den Insekten endlich noch die im Fluge bewegten Flügel zur Verfügung, ihr schwirrendes Geräusch gewinnt in einem Falle wiederum sexuelle Bedeutung, bei den Culiciden und Chironomiden[14]. Der Ton der schwingenden Flügel wird hier zu einem hohen Sington, der bei beiden Geschlechtern verschieden ist. Bei Stegomyia hat er beispielsweise beim Männchen achthundertundachtzig Schwingungen, beim Weibchen vierhundertundachtzig, oder bei Chironomus beim Männchen vierhundertundfünfzig, beim Weibchen zweihundertundvierzig Schwingungen. Es vereinigen sich nun bei allen diesen Fliegen die Männchen zu eigenartigen Tanzschwärmen, aus denen heraus sie sich auf die vorüberfliegenden Weibchen stürzen, um mit ihnen die Paarung einzugehen. Als Erkennungsmerkmal der Weibchen dient in erster Linie deren Sington, zumal die Tänze der Männchen zumeist in der Dämmerung oder an beschatteten Orten ausgeführt werden. Es sind die Männchen zur Wahrnehmung dieser Töne sogar mit einem besonderen Sinnesapparat ausgestattet, der in ihren Antennen liegt[15]. Diese selbst besitzen ein buschiges Aussehen infolge eines Besatzes mit langen steifen Haaren, der den weiblichen Antennen durchaus abgeht (Fig. 419). Dazu ist das an der Basis gelegene zweite Antennenglied in Becherform mächtig aufgetrieben zur Aufnahme eines besonderen Sinnesorganes, des sog. Johnston-

schen Organes, das zwar in den verschiedensten Insektenordnungen und auch bei den Weibchen auftritt, hier aber bei den genannten Fliegenmännchen eine enorme Entwicklung genommen hat. Das Organ besteht aus zahllosen feinen Sinnesstäbchen, die einer an der Basis des eigentlichen Antennenschaftes gelegenen Chitinplatte aufsitzen, und das Ganze wirkt so, daß Schallschwingungen der Luft zunächst die langen Haare des Antennenschaftes in Mitschwingung geraten lassen, daß letztere sich auf die basale Chitinplatte und von da auf die Stäbchen der Sinneszellen überträgt. Es scheint sogar ein Teil der langen Antennenhaare in besonders empfindlicher Weise gerade auf die spezifisch von den Weibchen erzeugten Singtöne eingestellt zu sein.

Befähigt zu Lautäußerungen sind dann zweitens die Wirbeltiere. Wiederum haben wir da einzelne Klassen, bei denen diese Fähigkeit nur sporadisch auftritt, und andere, bei denen sie förmlich zum charakteristischen Gemeingut der gesamten systematischen Einheit wird. Und wo diese Fähigkeit besteht, da tritt sie bald mehr, bald weniger ausgesprochen in den Dienst der Geschlechtlichkeit. Unter den Fischen wären zu nennen die sog. trommelnden Fische aus der Familie der Sciaeniden, die in tropischen Meeren leben[17]. Es vermögen diese Fische ein eigenartiges trommelndes Geräusch hervorzubringen, und zwar mit Hilfe eines besonderen Trommelmuskels, der zu beiden Seiten der Körpermitte zwischen Abdominalmuskulatur und Peritoneum sich einschiebt, durch seine Endsehne sich mit der Schwimmblase verbindet. Rapide sukzessive Kontraktionen dieses Muskels rufen ein Geräusch hervor, das dann durch die als Resonator wirkende Schwimmblase zu einem weithin hörbaren Trommelgeräusch verstärkt wird. Der Apparat kann in beiden Geschlechtern entwickelt sein, wie etwa bei Micropogon, dann läßt sich seine Beziehung zur Geschlechtlichkeit nur darauf stützen, daß er vornehmlich zur Laichzeit in Tätigkeit gesetzt wird; er kommt aber bei anderen, wie bei Cynoscion regalis, nur den Männchen zu und fehlt den Weibchen, dann ist seine Bedeutung als sexuelles Lockorgan ganz offenbar. Auch sonst sind wohl Lautäußerungen von Fischen noch beschrieben[18], ist von einer sexuell biologischen Bedeutung derselben indessen kaum etwas festgestellt worden.

Um so allgemeiner verbreitet und bedeutsamer in ihren Beziehungen zum Geschlechtsleben sind aber dann die Lautäußerungen der Frösche und Kröten, sie stehen nur den Männchen zur Verfügung, ertönen zur Paarungszeit mit besonderer Intensität und Häufigkeit. Der Stimmapparat liegt in allen Fällen im Atmungsorgan[19], dessen Anfangsteil zu einem als Stimmlade bezeichneten Hohlraum ausgeweitet ist und in seinem Inneren zwei Schleimhautleisten ausgespannt trägt, die Stimmlippen, welche zwischen sich die Stimmritze einschließen. Bei den Männchen der Pipa americana treten an Stelle der Stimmlippen zwei knorpelige Stäbe, die mit ihren freien Enden eine förmliche Stimmgabel bilden und auch als solche wirken[20]. Es setzt nämlich die hin und her gestoßene Atemluft die Stimmlippen, bezüglich diese Knorpelstäbe in Schwingungen und ruft so primär den Ton hervor, der aber dann seinen eigentlichen Cha-

rakter und seine Stärke vielfach erst erhält durch einen besonderen Resonanzapparat, der stets nur bei den männlichen Tieren entwickelt ist, während der Kehlkopf als solcher natürlich auch den Weibchen zukommt, wenn auch häufig in sehr viel schwächerer Ausbildung seiner einzelnen Teile[21]. Dieser Resonanzapparat[22] kann in einer einfachen Auftreibung der Kehlwandung bestehen, wie beispielsweise bei Bufo calamita oder bei Hyla arborea. Bei letzterem Frosch, beim Laubfrosch, ist die Kehlhaut im Ruhezustand in viele Falten zusammengelegt, beim Quaken bläht sie sich aber mehr und mehr auf, bis sie als riesig aufgetriebene kugelige Blase der Kehle ansitzt (Fig. 420). Das Männchen von Bombinator igneus trägt in der Kehlgegend zwei innere Schallblasen, welche gleichfalls die Kehle zu einem zuweilen recht ansehnlichen Sack vortreiben können, und paarige Schallblasen (Sacci vocales) treffen wir ganz allgemein bei den Männchen der Gattung Rana an. Sie sind nichts weiter als Schleimhauteinsenkungen am Boden der Mundhöhle, mit der sie durch eine enge Eingangsöffnung verbunden bleiben (Fig. 421). Sie liegen zu beiden Seiten der Zunge, völlig getrennt voneinander und weisen neben einem inneren Überzug von Plattenepithel einen äußeren Mantel von Muskelfasern auf. Mit der äußeren Haut stehen sie in keinerlei direkter Verbindung, doch kann diese äußere Haut bei einzelnen Formen, wie etwa bei Rana esculenta, über ihnen stark verdünnt und sehr dehnbar sein. Es hängt das mit der Funktion der Schallblasen zusammen, insofern dieselben bei ihrer Betätigung mit Luft gefüllt und stark nach außen vorgetrieben werden, wo sie dann zu beiden Seiten hinter den Mundwinkeln als runde weißliche Blasen erscheinen (Fig. 94, S. 117). Es müssen diese Schallblasen aber keineswegs immer vorhanden sein, sie fehlen beispielsweise schon den Männchen der Rana agilis.

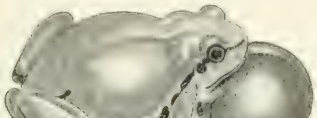


Fig. 420. Männchen von Hyla arborea mit aufgeblasenem Kehlsack. (Nach Rösel von Rosenhof[22].)

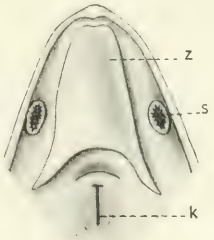


Fig. 421. Mundhöhlenboden eines männlichen Frosches der Gattung Rana. (Nach Gaupp[18].) k Kehlkopfeingang, s Schallblaseneingang, z Zunge.

Die Laute, welche die männlichen Kröten und Frösche von sich zu geben vermögen, sind ganz außerordentlich mannigfaltig. Da haben wir die schnarrenden und quakenden Töne unserer Frösche, die glucksenden, bellenden oder trillernden Rufe der Kröten, den glockenartigen Ruf der Unken, da haben wir aber dann weiter die Stimmen der Exoten, die man mit dem Brüllen der Rinder, dem heiseren Bellen eines Hundes, dem kläglichen Schreien eines Kätzchens, dem Gewimmer eines kleinen Kindes, dem Zirpen der Heuschrecken und Cikaden, dem hellen Quaken eines Dudelsacks, dem dumpfen Knarren einer Baßgeigen-

saite, dem Erdröhnen geschlagener Pauken und Blechkessel verglichen hat[23]. Alle diese Stimmen ertönen zum mindesten vorzugsweise und in besonderer Stärke zur Paarungszeit, sie ertönen allein vom Männchen, während das Weibchen darauf höchstens mit leise grunzenden oder meckernden Lauten antwortet, beispielsweise bei unseren Unken und Kröten. Bei letzteren läßt sich leicht der Anteil dieser Lautäußerungen an dem Zusammenfinden der Geschlechter feststellen[24]. Im Frühjahr erscheinen zuerst die Krötenmännchen, suchen bestimmte, zum Laichen geeignete Wasserplätze auf und lassen von hier aus ihre Rufe erschallen, die nunmehr die Weibchen, welche ihre Erdlöcher erst einige Tage später verlassen, geradenwegs zu eben den Tümpeln hinleiten, aus denen die Rufe der Männchen herkommen. Die Anlockungskraft dieser Rufe ist so groß, daß Krötenweibchen, die man aus der bereits erfolgten Umklammerung befreite, daß solche selbst aus weiterer Entfernung dem erneuten Rufe des Männchens sofort in gerader Richtung entgegenschwammen und von neuem sich umfassen ließen.

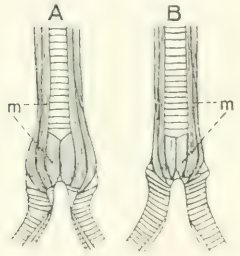


Fig. 422. Syrinx des Buchfinken (Fringilla coelebs). A des Männchens, B des Weibchens. (Nach Setterwall[26].) m Syrinxmuskulatur.

Lautäußerungen mannigfacher Art sind von Reptilien bekannt[25], unmittelbare Beziehungen zum Geschlechtsleben scheinen aber nur in sehr untergeordnetem Maße zu bestehen. Um so gewaltiger ist die Bedeutung der Stimme für das Geschlechtsleben der Vögel, zahlreiche Sonderbildungen erhöhen und verstärken ihre Leistungen im Dienste spezifisch geschlechtlicher Betätigung. Zwar zunächst das eigentliche Stimmorgan der Vögel dient sehr viel allgemeineren Zwecken, es ist Gemeingut beider Geschlechter und trägt einen nicht unwesentlichen Teil zur Verständigung aller Artgenossen untereinander bei. Es ist dies der Syrinx oder der untere Kehlkopf, gelegen an der Stelle, wo die Trachea sich in die beiden Bronchien spaltet[26]. Der Stimmapparat kommt im besonderen dadurch zustande, daß einmal die knöchernen Tracheal- und Bronchialringe an der genannten Stelle ein besonderes Stützskelett unter Bildung der sog. Trommel und des Steges abgeben, daß ferner die elastische Bronchialwand im Bereich dieser knöchernen Kapsel eine Anzahl schwingender Membranen und Falten bildet, welche durch die aus den Lungen ausgestoßene Luft in Schwingungen versetzt werden und so den Ton erzeugen, daß endlich ein besonderer äußerer Muskelapparat, der bei den Singvögeln mit sieben Paar von Muskeln das Maximum seiner Ausbildung erreicht, durch seine Beeinflussung der Stellung der Bronchialringe für eine Änderung der Spannungsverhältnisse der Stimmpolster und -bänder, und damit für eine Modulation des Tones Sorge trägt. Wie gesagt, dieses Organ ist in beiden Geschlechtern anzutreffen, es ist aber vielfach im männlichen Geschlecht stärker ausgebildet als im weiblichen, so vor allem bei den Singvögeln, wo der Syrinx der Weibchen ein geringeres Volumen besitzt, wo er einen primitiveren Bau der Skelettstücke, eine schwächere Ausbildung der elastischen Stimmpolster aufweist,

wo vor allem die Muskulatur viel weniger stark entwickelt ist (Fig. 422). Es gilt dies aber nicht nur für die Singvögel, wie etwa Drosseln und Finken, sondern auch für manche andere Vögel, wir für die Schopfwachtel (Lophortyx californicus), deren Weibchen ein Tracheobronchialmuskel, und damit die ganze Syrinxmuskulatur der Männchen völlig fehlt.

Weiter treten aber nun bei Vögeln noch besondere Einrichtungen auf, welche entweder dazu dienen, der durch den Syrinx erzeugten Stimme ihres Trägers einen besonderen Klang, eine besondere Stärke zu verleihen, oder aber die auf einer ganz neuen anatomischen Grundlage tönende Laute hervorzubringen vermögen. Eine ganz unmittelbare Beziehung zur Geschlechtlichkeit ist bei ihnen von vornherein dadurch gegeben, daß sie fast stets strikte auf das eine Geschlecht, und zwar auf das männliche beschränkt sind. Am innigsten in Verbindung mit dem Syrinx stehen da noch die sog. Pauken oder Labyrinthe der männlichen Entenvögel[27]. Dieselben liegen zunächst durchaus an der gleichen Stelle wie der Syrinx, also an der Bifurkationsstelle der Trachea, sie unterscheiden sich aber von einem solchen Syrinx dadurch, daß nunmehr die Trachealringe zu einer festen knöchernen Kapsel verschmelzen. Diese Kapsel entwickelt blasige Auftreibungen (Fig. 423A), bläht sich in völlig asymmetrischer Form, dehnt sich über den ganzen unteren Teil der Trachea aus (Fig. 423B), wird dazu im Inneren durch knöcherne Scheidewände in ein kompliziertes Raumsystem zerlegt, trägt endlich, wie vor allem bei den Mergus-Arten, in ihrer knöchernen Wandung fensterartige Durchbrechungen, die von membranösen Häuten überspannt sind (Fig. 423C). Im einzelnen herrscht große Mannigfaltigkeit in Form und Größe dieser Pauken, nur ist in den weitaus meisten Fällen die Auftreibung asymmetrisch auf der linken Seite gelegen oder wenigstens hier am stärksten entwickelt. Zuweilen treten noch andere Erweiterungen im Verlaufe der Trachea hinzu. Eine solche liegt bei Clangula clangula etwa in der Mitte der Trachea,

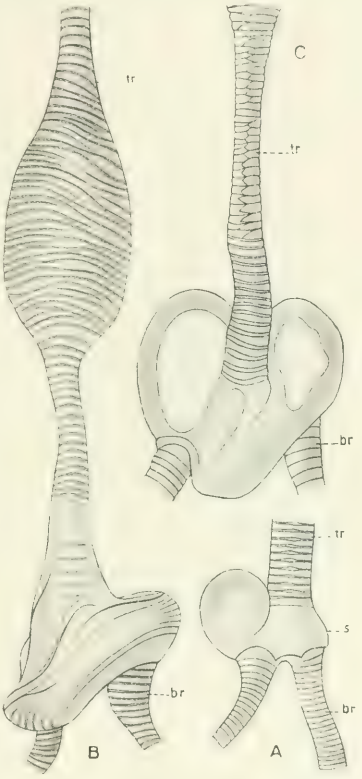


Fig. 423. Paukenbildungen männlicher Entenvögel: A von Cairina moschata, B von Clangula clangula, C von Mergus serrator. (Nach Latham[27].) br Bronchien, s Syrinx, tr Trachea.

noch von beweglichen Trachealringen umschlossen (Fig. 423B), wandelt sich bei Oidemia fusca zu einer festen knöchernen Trommel um, tritt wieder bei anderen, wie bei Mergus merganser und Querquedula crecca, sogar in der Zweizahl auf. Es rufen im übrigen diese eigenartigen Paukenbildungen nicht etwa eine Verstärkung der Stimme der männlichen Entenvögel hervor — es ist diese im Gegenteil häufig bei den weiblichen Vögeln viel lauter —, wohl aber verleihen sie der Stimme der Männchen ihren eigenen, von der weiblichen stets sehr beträchtlich abweichenden Klang.

Fig. 424. Luftröhre des Männchens von Manucodia chalybeata. (Nach Meyer[29].) zb Zungenbein.

Andere Sonderbildungen führen nicht zu einer direkten Umformung der Trachea, sondern nur zu deren Verlängerung und zu damit verbundenen Eigentümlichkeiten ihrer Lagerung. So zeigt beim Auerhahn[28] die Luftröhre in ihrem Verlaufe längs des Halses eine nicht unbeträchtliche oberflächliche Beugung, die der Henne ganz fehlt und die wohl mit dem Ausstoßen der eigenartigen Balzlaute des Hahnes in Verbindung steht. Diese beim Auerhahn eben angedeutete Schlingenbildung kann sich verstärken, es dehnt sich die Schlinge nach hinten hin aus und schiebt sich dabei zwischen die äußere Haut und den großen Brustmuskel ein. Am besten läßt sich dieser Vorgang in verschiedenen Entwicklungsstufen bei gewissen Paradiesvögeln verfolgen[29]. Da tritt die Trachea vom Halse aus über die Furcula hinweg auf den großen Brustmuskel über, zieht eine Strecke weit über die äußere Oberfläche dieses Muskels hin nach hinten, biegt dann um, läuft parallel dem absteigenden Schlingenast zurück und tritt dann erst in die Brusthöhle ein (Fig. 424). Bei Manucodia atra ist diese Schlinge nur kurz, bei Manucodia chalybeata erstreckt sie sich über zwei Drittel des Brustmuskels und bei Manucodia comrii reicht sie bis zur Bauchhöhle. Das Extrem dieser Bildungen zeigt das Männchen einer nahe verwandten Form, des Phonygammus gouldi, wo die Trachea auf dem großen Brustmuskel nicht nur eine einfache Schlinge bildet, sondern sich dazu in einer acht bis neun Windungen umfassenden scheibenförmigen Spirale einrollt (Fig. 708A), womit eine ganz exzessive Verlängerung der Luftröhre gegeben ist. Es vermögen die Männchen aller dieser Paradiesvögel außerordentlich laute und tiefe Kehltöne von sich zu geben, Töne, die in ihrer Mächtigkeit in gar keinem Verhältnis zur Größe des Vogels stehen.

Doch nicht nur die genannten Paradiesvogelmännchen zeigen diese eigenartigen Besonderheiten im Verlaufe ihrer Luftröhre. Wir begegnen den gleichen Besonderheiten bei den Männchen der mit den Hühnervögeln verwandten Hokkos,

bei den Craciden[30], wo dann die Schlinge gleichfalls bald nur ganz kurz ist (Crax globicera), bald sich weit nach hinten bis zum Ende des Brustbeinkiels (Ortalis garrula, Nothocrax urumutum, Fig. 425) erstrecken kann. Auch diese Vogelmännchen sind durch eine überaus laute klangvolle Stimme ausgezeichnet. Und ein drittes Mal begegnet uns diese Eigentümlichkeit bei den Männchen von Anseranas melanoleuca[28], wo die Trachealschlinge gleichfalls den Hinterrand des großen Brustmuskels erreicht.

Alle bisher angeführten Fälle betrafen nur das männliche Geschlecht, einen einzigen hierher gehörigen Fall kennen wir, der umgekehrt nur das weibliche Geschlecht angeht, den Fall eines Regenpfeifers, der Schnepfenralle (Rhynchaea)[31]. Beim Weibchen der Rhynchaea capensis zwar ist die Trachealschlinge nur kurz, aber bei einer zweiten Art, bei Rhynchaea australis, zeigt sie nicht weniger als vier wohl ausgeprägte Windungen. Die Männchen von Rhynchaea weisen von alledem keine Spur auf, wir werden den darin sich ausprägenden Wechsel in der Ausstattung der Geschlechter in einem anderen Zusammenhange ausführlicher zu würdigen haben (vergl. 23. Kapitel).

Endlich muß wenigstens ganz kurz darauf hingewiesen werden, daß wir schließlich auch Vogelformen kennen, wo beide Geschlechter in gleicher Ausbildung derartige Verlängerungen der Trachea besitzen[28], wo also dann die unmittelbaren Beziehungen zum Geschlechtsleben wohl verwischt sind, wenn nicht ganz fehlen. Hier wären zu nennen die Penelope-Arten unter den Hokkos, die Angehörigen der Perlhuhngattung Guttera, einige Schwäne, wie Cygnus musicus und americanus, die Kraniche der Gattung Grus. Wobei dann die Schwäne und Kraniche noch die weitere Eigentümlichkeit zeigen, daß bei ihnen die Windungen der Trachea nicht dem großen Brustmuskel außen aufliegen, sondern daß sie in das Innere des aufgetriebenen Brustbeinkiels eingelagert sind.

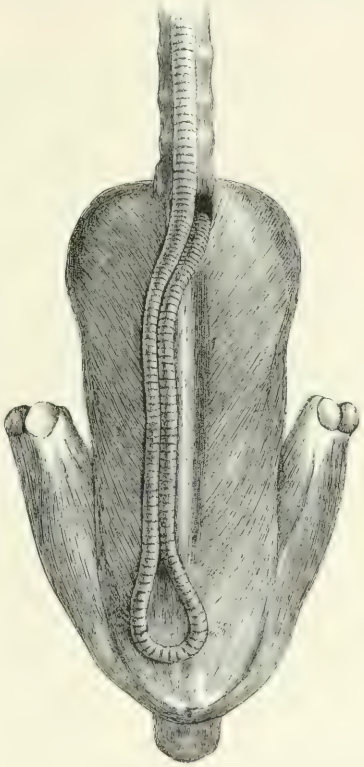


Fig. 425. Luftröhre des Männchens von Nothocrax urumutum. (Nach Beddard[30].)

Und ebenso kommt beiden Geschlechtern der eigenartige Trachealsack

zu, der sich bei den Emus (Dromaeus) findet[32]. Derselbe tritt als Vorstülpung der Trachealschleimhaut ventralwärts aus einem Längsschlitz der Trachea aus, wird durch eingepreßte Luft mächtig ausgedehnt und wirkt dann als Resonanzapparat beim Hervorbringen der tiefen grunzenden Töne mit, welche diese Vögel auszeichnen. Noch nicht völlig geklärt zu sein scheinen die Beziehungen, welche die eigenartigen Hautsäcke des männlichen Präriehuhnes (Tympanuchus americanus) mit den Atmungs- und Stimmorganen verbinden[33]. Sie hängen als schlaffe nackte Säcke zu beiden Seiten des Halses herab, sind nur zur Paarungszeit voll entwickelt und werden dann, während der Hahn seine rollenden Balztöne ausstößt, bis zur Größe einer kleinen Orange aufgeblasen. Es sind offenbar ebenfalls Resonanzorgane.

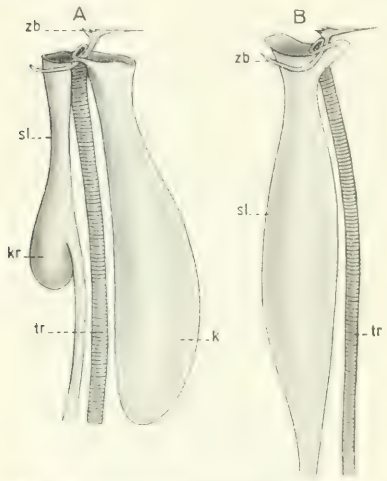


Fig. 426. Seitenansicht der Halsorgane von Otis tarda (A) und von Eupodotis australis (B). (Nach Garrod[35].) k Kehltasche, kr Kropf, sl Speiseröhre, tr Trachea, zb Zungenbein.

Es kann weiter der Stimmapparat der Vögel in einzelnen seiner Teile oder gänzlich unabhängig werden von den Atmungsorganen. Das mag der Fall sein bei einem australischen Entenvogel, bei der Biziura lobata, wo dem Männchen alle die eigenartigen, vor kurzem beschriebenen Paukenbildungen der Trachea gänzlich abgehen, wo aber dafür unter der Zunge die Mündung einer kleinen Kehltasche liegt, die bis zu dem eigenartigen häutigen Lappen des Unterschnabels reicht[34]. Das scheint der Fall zu sein bei den männlichen Trappen[35], wo sich unter der Zunge ein dünnwandiger Sack öffnet, der als Ausstülpung der Mundschleimhaut sich an dem Hals entlang weit nach hinten zwischen Trachea und äußere Haut einschiebt (Fig. 426A). Während des Balzens wird dieser Kehlsack mächtig aufgetrieben, so daß der Hals des Vogels unförmlich verdickt erscheint; wie weit er beiträgt zur Entstehung der tiefen und dumpfen Laute, welche während der Paarungszeit von den männlichen Trappen zu hören sind, ist bis jetzt nicht feststellbar gewesen. Ganz sicher einem selbständigen Lautapparat gehört aber dann die eigenartige Umbildung an, welche bei einer australischen Trappe, bei Eupodotis australis, die Speiseröhre der Männchen erfahren hat[36]. Da zeigt die Trachea in keiner Weise irgendwelche Besonderheiten, da ist auch kein besonderer Kehlsack vorhanden, da erscheint der Ösophagus zu einem mächtigen, von verstärkten Muskelhüllen umschlossenen Schlauch erweitert (Fig. 426B). Während des Balzens wird dieser Schlauch durch eine lange und tiefe Inspiration mit

Luft gefüllt und hängt nun auch äußerlich sichtbar als ein langer, die Halsfedern vorbauschender Sack am Hals tief herab (Fig. 427). Auf dem Höhepunkt des Balzaktes beginnt dann der Vogel in eigenartiger lauter Weise mit dem Schnabel zu schnappen und dabei eine Reihe gurrender Töne auszustoßen, die ganz offenbar mit der Luftentleerung des Ösophagealschlauches in Zusammenhang stehen.

Fig. 427. Männchen von Eupodotis australis in Balzstellung. (Nach Murie[35].)

Es erreicht dieser Stimmechanismus den Höhepunkt seiner Entwicklung bei den Rohrdommelmännchen der Gattung Botaurus[37]. Die Speiseröhre erscheint hier in ihrem mittleren Verlaufe erweitert, nach der Mundhöhle hin dagegen sowie am Ende des Halses beträchtlich verengt. An den verengten Stellen finden sich besondere muskulöse Verschlußvorrichtungen, welche oben den Austritt aufgenommener Luft verhindern, unten deren Übertritt in den Magen. Besondere Einrichtungen dienen ferner zum Verschluß des Kehlkopfes und der

äußeren Nasenöffnungen sowie zur Absonderung des inneren Rachenraumes. Der dem Brüllen eines Ochsen vergleichbare, eine Stunde weit vernehmbare Paarungsruf männlicher Rohrdommeln besteht aus zwei Tönen, einem Vorschlag und einem viel stärkeren Hauptton (ü prumb), die in langsamem Tempo mehrmals wiederholt werden, worauf eine Pause folgt und dann die ganze Tonfolge wiederkehrt, meist mit Einbruch der Dämmerung einsetzend und die ganze Nacht hindurch fortfahrend. Die Arbeit, welche der geschilderte Mechanismus zum Hervorbringen dieser Töne leistet, ist in allen ihren einzelnen Phasen aufs genaueste bekannt. Zunächst erfolgt die Füllung der erweiterten Speiseröhre mit Luft. Das geschieht auf dem Wege, daß der Vogel mit senkrecht nach oben gestrecktem Schnabel Luft in seine sich zusehends weitende Speiseröhre hineinpumpt, was von heftigen konvulsiven Bewegungen begleitet ist. Alsdann üben die Hüllmuskeln, welche den ganzen erweiterten Teil der Speiseröhre umschließen, einen Druck auf die eingeschlossene Luftmasse aus, das Halsventil öffnet sich und eine Luftblase dringt in den zunächst nach außen abgeschlossenen inneren Raum der Rachenhöhle. Das erzeugt den Vorschlag. Nun wird der Schnabel geöffnet, die Luft wird jetzt völlig ausgestoßen und der zweite Hauptton erklingt. Das wiederholt sich fünf- bis sechsmal hintereinander, bis der ganze Luftvorrat verbraucht ist, worauf in der folgenden Pause die Füllung von neuem beginnt. Der Syrinx hat mit alledem gar nichts zu tun, er bringt einen besonderen lauten rauhen Ton hervor, den die Rohrdommeln nur im Fluge hören lassen.

Schließlich kann einzig und allein eine entsprechend modifizierte Anwendung bestimmter Leistungen und Fähigkeiten des Vogelkörpers zur Hervorbringung charakteristischer Rufe führen, ohne daß irgendein wirkliches Stimmorgan daran beteiligt wäre. Da könnte genannt werden das Meckern der Bekassine (Gallinago media)[38], welches dadurch zustande kommt, daß der Vogel in abstürzendem Fluge die weit abgespreizten äußersten Seitenfedern des Schwanzes durch die vorbeistreichenden Luftströme in vibrierende Bewegung versetzen läßt, da könnte erinnert werden an das Trommeln der Spechte, dessen laute schnurrende Töne von den durch Schnabelhiebe in Vibration versetzten Baumästen herstammen.

Die Bedeutung der so unendlich mannigfachen Vogelstimmen für das Geschlechtsleben ist seit langem völlig ins klare gestellt[39]. Aus Arterkennungsmerkmalen, die im Lockruf zur Verständigung der Artgenossen dienen, werden durch geschlechtlich divergente Entwicklung einfache Geschlechtserkennungsmerkmale im Paarungsrufe. Dem Männchen in besonderer Stärke oder ausschließlich zur Verfügung stehend, dient der Paarungsruf zuerst der Anlockung der Weibchen, weiter aber dann zur Steigerung einer sexuellen Erregung, und in dieser erweiterten Aufgabe wirkt der Paarungsruf aufs bedeutsamste mit bei Balzakten der verschiedensten Art, hat er die ungeheuere Steigerung seines Klangbereiches erfahren, wie sie in dem Gesang der Singvogelmännchen ihren höchsten Ausdruck findet.

Nur wenige Bemerkungen erfordern die Säugetiere. Allenthalben ist ja hier ein wohlentwickeltes Stimmorgan in den Stimmbändern des Kehlkopfes

vorhanden, ganz allgemein dienen die damit hervorgebrachten Laute zur Verständigung der Artgenossen untereinander und während der Brunstzeit zum Zusammenfinden der Geschlechter, wofür ich mir das Zitieren besonderer Beispiele wohl ersparen kann. Auch Verstärkungsapparate der Stimme in Resonanzvorrichtungen lassen sich vielfach nachweisen[10], bestehend im wesentlichen in Schleimhautausstülpungen des Kehlkopfes selbst, wie sie das Maximum ihrer Entwicklung bei den Brüllaffen (Mycetes) erreichen. Grundlegende morphologische Differenzen in der Gestaltung des Stimmapparates finden sich aber zwischen beiden Geschlechtern nirgends, eine stärkere Ausbildung im männlichen Geschlecht oder bei zunehmendem Alter weist allein auf spezifisch geschlechtliche Zusammenhänge hin, erklärt allein die vielfach weit stärkere und ausdrucksvollere Stimme der Säugetiermännchen.

17. Kapitel

Die Formen der geschlechtlichen Annäherung, die Methoden der Bewerbung und der Gewinnung der Weibchen

V. Die ornamentalen Sexualcharaktere

Äußerer Dimorphismus der Geschlechter als Selbstzweck. Die verschiedenen Abhängigkeitsgrade äußerer Geschlechtsmerkmale von der geschlechtlichen Betätigung der Gonaden: ihre Erscheinungsform unmittelbar abhängig von Eigenschaften der Geschlechtsdrüsen (Färbungsdimorphismus niederer wirbelloser Geschöpfe); abhängig vom Eintritt der Paarungszeit (Hochzeitsfarben der Knochenfische, der Frösche und Eidechsen, Hochzeitskleid der Wassersalamander, der Vogelmännchen und beider Vogelgeschlechter zugleich); unabhängig von jeglicher unmittelbaren Geschlechtsbetätigung (sexueller Färbungsdimorphismus bei Medusen und Echinodermen, bei Krebstieren und Spinnentieren, bei Libellen und Schmetterlingen, bei Vögeln und Säugetieren; Dimorphismus der äußeren Form, in Auswüchsen des Körpers bei Insekten und Spinnen, bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren, in einer Verlängerung ganzer Körperteile bei Krebstieren und Knochenfischen, in verstärkten Integumentalbildungen bei Springspinnen, Vögeln und Säugetieren). — Schaustellung dieser Merkmale durch das Gebahren der Männchen, bei Krabben, bei Lycosiden und Attiden. Hochzeitstänze der Ephemeriden, Perliden, Trichopteren und Dipteren, Verhalten von Hilara sartor und Empis. Liebesspiele der Makropoden. Balzkünste der Vogelmännchen. Wirksamkeit der Schaumerkmale als Geschlechtserkennungs- und als Erregungsmerkmale. Rivalität der Sinne beim Erkennen der Geschlechter. Leistungsfähigkeit der Gesichtssinne, Möglichkeiten des Farbensehens. Betätigung des Gesichtssinnes zum Zusammenfinden der Geschlechter bei Dunkelheit ermöglicht durch Anwendung von Leuchtstoffen bei marinen Ringelwürmern, durch Verwendung von Leuchtorganen bei Leuchtkäfern. Sexuelle Bedeutung der Leuchtorgane einzelner Tiefseefische. — Sexualorgane als sexuelle Schaumerkmale. Scrotum der Säugetiere in seiner Morphologie und seiner Entwicklungsgeschichte (Descensus testiculorum). Primäre Ursachen des Descensus. Biologische Bedeutung des Scrotums als eines sexuellen Schaumerkmales. Ethnographische Parallelen zur sexuellen Schaustellung der männlichen äußeren Genitalsphäre. Entsprechendes Verhalten der weiblichen äußeren Genitalregion bei Säugetieren und beim Menschen.

Allgemeinste Bedeutung kommt dem Gesichtssinn für die Orientierung der Tiere in ihrer Umwelt und ihrer Mitwelt zu. Gestalten und Farben sind es, die vom Sehorgan aufgenommen einen Sinneseindruck hervorrufen. Soll ein derart gewonnener Eindruck irgendwie im Sinne der Geschlechtlichkeit weiterwirken, so muß er ausgehen von solchen Farben und Formen, die aus der Geschlechtlichkeit als ursächlichem Agens heraus ihre äußere Ausprägung erhalten

haben. Es gibt derartige Farben und Formen, sie sind entsprechend dem zweifach, männlich oder weiblich festgelegten Wesen ihrer Träger zweifach ursächlichen Bedingungen unterworfen und haben so zu einem Dimorphismus im äußeren Aussehen der Geschlechter geführt, der alles, was bisher betrachtete geschlechtliche Differenzierungen darin geboten haben, weit übertrifft. Und das ist leicht verständlich, da hier ja der Dimorphismus gewissermaßen Selbstzweck geworden ist, seine Erscheinungsformen als Schaumerkmale unmittelbar selbst als Sinnesreize wirksam sind. Eine systematisierende Übersicht über die gegenständlichen Tatsachen dieses Dimorphismus wird allem weiteren voran zustellen sein. Maßgebend für das System mögen sein die mannigfach abgestuften Abhängigkeitsgrade, die solche Merkmale mit der geschlechtlichen Betätigung der Gonaden verknüpfen.

Da kann zunächst die Färbung eines Geschlechtsindividuums ganz unmittelbar abhängig sein von den Eigenschaften seiner Geschlechtsdrüse. Wenn intensiv gefärbte Dottermassen den Eizellen innerhalb der Ovarien eine bestimmte Färbung verleihen, wenn diese Ovarien gleichzeitig in einem Körper mit hellen durchscheinenden Wänden gelegen sind, so muß die Farbe der Ovarien auf das äußere Aussehen des Trägers bestimmend einwirken. Organismen niederer Ausbildungsstufe lassen das vorzüglich erkennen. Von vielen Korallentieren[1] sind die weiblichen Individuen durch ihre rotleuchtenden Ovarien sofort von den Männchen mit ihren weißlichen Spermarien zu unterscheiden. Bei polychäten Anneliden[2] sind die Ovarien vielfach durch eine dunkelbräunliche, graue, blaugrüne bis dunkelgrüne Färbung ausgezeichnet, die Spermarien durch eine weißliche, gelbliche und selbst rötliche Färbung, die gleichen Farbenverschiedenheiten zeigen auch die Geschlechter selbst, zumeist nur etwas gedämpft durch die trüberen Körperwände. Bei manchen Brachiopoden[3] geben die braunroten Ovarien, bezüglich die weißlichgelben Spermarien durch die Schalen hindurchschimmernd einzige äußere Merkmale zur Erkennung der Geschlechter ab.

In ihren primären Erscheinungsursachen nicht so unmittelbar aus der Eigenart des einen oder des anderen Gametenkomplexes erklärbar, aber doch in ihren tatsächlichen Erscheinungsformen ganz offenbar an die Wirksamkeit derselben gebunden sind die Merkmale in Form und Farbe, welche nur zur Paarungszeit, zur Zeit des Höhepunktes geschlechtlicher Betätigung auftreten oder zum wenigsten dann allein sich wirksam entfalten, in der Zwischenzeit aber bis auf unscheinbare Reste schwinden.

Vielleicht am unmittelbarsten prägt ein Zusammenhang zwischen Aktivität der Geschlechtsdrüse und äußerem Habitus sich aus in der Färbung männlicher Knochenfische. Außerhalb der Laichzeit sind beide Geschlechter in ihren unscheinbaren Farben zumeist nicht allzusehr verschieden, während derselben aber wandelt sich das Männchen vielfach zu einem der farbenprächtigsten Geschöpfe um. Das Männchen unseres Bitterlings (Rhodeus amarus)[4] zeigt dann hellblau perlmutterglänzende Wangen, ziegelroten Bauch, schwach rötlich violette Flanken, rötlich gesäumte Flossen und tief ziegelrote Afterflossen, das Männchen unseres Flußbarsches (Perca fluviatilis)[5] erstrahlt in stahlblau leuchtenden Kiemendeckeln, rotgefleckten und zinnoberroten Flossen, das Männchen der

Meergrundel (Gobius minutus)[6] läßt die Unterseite seines Kopfes goldgelb leuchten, entwickelt dunkelpurpurne Längsbänder und einen lebhaft blauen Fleck auf den Rückenflossen, gelbe und blaue Farbstreifen auf der Afterflosse, das Männchen des nordamerikanischen Etheostoma coeruleum[7] prangt in den leuchtendsten roten, orangegelben, blauen und grünen Farben, und so ließe sich die Aufzählung noch lange fortsetzen[8]. Aber alle diese Farben sind aufs unmittelbarste gebunden an die Paarungszeit, sehr bald danach erblassen sie und schwinden bis auf Andeutungen, sie sind wahre Hochzeitsfarben.

Vereinzelt finden wir ähnliches bei Fröschen[9], so bei Rana temporaria, wo die Männchen zur Brunstzeit eine Blaufärbung der Kehle aufweisen können, wo die Männchen von Rana arvalis zur gleichen Zeit am ganzen Körper wie mit einem blauen Reif beschlagen erscheinen, dessen Intensität während der Paarung selbst ihre größte Stärke erreicht. Um vieles ausgeprägter zeigen ähnliches die Eidechsen. Das Männchen unserer Zauneidechse (Lacerta agilis)[10] legt erst im Frühjahr mit herannahender Paarungszeit sein intensiv grünes Kleid an und vertauscht es später wieder mit dem einfachen bräunlichen Gewand, wie es das Weibchen stets zeigt. Die blaue Farbe der blauen Mauereidechse auf den isolierten Felsen bei Capri[11] tritt besonders bei den Männchen und vorzüglich im Frühjahr und Sommer auf, verliert sich im Winter fast ganz. Ein besonderer Schmuck brünstiger Eidechsenmännchen ist eine lebhafte Kehlfärbung, die bei der Smaragdeidechse (Lacerta viridis) in prächtigstem Blau, bei Lacerta major in schimmerndem Spangrün leuchtet[12]. Bei den Männchen des Algiroides nigropunctatus tritt zu der prachtvoll blauen Kehle noch eine feuerrote Färbung der Bauchseite hinzu und das Männchen der Siedleragame (Agama colonorum) trägt gar auf seinem stahlblauen Körper einen je nach dem Standort variablen, bald feuerroten, bald intensiv gelben, bald gar weißen Kopf, wogegen das Weibchen einfarbig braun gefärbt ist[13]. Aber auch alle diese leuchtenden und glänzenden Farben der Männchen sind dem gleichen, von der Geschlechtsbetätigung abhängigen Wechsel unterworfen.

Es besteht ein solcher unmittelbarer Zusammenhang zwischen Brunstzeit und Ausprägung äußerer Erscheinungsform auch da noch, wo die letztere eine schärfere Fixierung dadurch erfährt, daß zu den Farben auffallende Körperanhänge hinzutreten. So ist es bei den männlichen Wassersalamandern[14], deren Paarungskleid zunächst wiederum eine sehr beträchtliche Verstärkung gelblicher, rötlicher, grünlicher und bläulicher Grundtöne und Flecken zeigt, auch neues darin hervorbringen kann, wie beispielsweise in den bläulichweißen oder perlmutterfarbigen Schwanzseitenstreifen des brünstigen Männchens von Triton cristatus, das aber sein auffallendstes Gepräge durch die hohen bald ganzrandigen, bald tief ausgezackten Rückenkämme, durch die breiten Schwanzsäume erhält (vergl. Fig. 387 und 388, S. 398). Alles das sind reine Brunstmerkmale. Die Rückenkämme sind direkte Neubildungen, sie erreichen wohl das Maximum ihrer Entwicklung in dem neunzehn Millimeter hohen Rückenkamm des Bandmolches (Triton vittatus), sie fehlen völlig den Weibchen und sind beim nichtbrünstigen Männchen auf niedere Hautfalten reduziert.

Unmittelbar beeinflussen kann die Tätigkeit der Geschlechtsdrüsen das Auftreten des Prachtgefieders, wie es so viele Vogelmännchen tragen, braucht es nicht notwendig zu tun, kann es aber tun[15]. Die Männchen der Entenvögel legen nach der Paarungszeit zunächst das unscheinbare mattgefärbte Federkleid der Weibchen an, wie es diese zeitlebens zeigen, gewinnen aber dann durch eine zweite Mauserung, die mit Beginn des Winters, also mit der erneut sich regenden Hodentätigkeit einsetzt, ihr eigentliches Hochzeitskleid in schillernden leuchtenden Farben (Anas boschas, Spatula clypeata, Nettium formosum) und prunkenden Federschöpfen (Lampronessa sponsa, Cairina moschata). Eine Frühjahrsmauserung gibt den Kampfläufermännchen (Machetes pugnax) erst ihre sonderbaren vielfarbigen Halskragen, läßt im Gesicht die sonst hier stehenden Federchen durch gelbliche Hautwärzchen verdrängen. Alles das bleibt nur für dieDauer der sommerlichen Brütezeit erhalten, während des Winters tragen die Männchen des Kampfläufers das gleiche schmucklose Gefieder wie ihre Weibchen. Erst im Frühjahre erhalten ihre volle Ausbildung die langen haarartig zerschlissenen, Schultern und Rücken wie ein zarter Schleier überdeckenden Schmuckfedern, die in besonderer Vollendung die männlichen Vögel des Edelreihers (Herodias alba) und des Seidenreihers (Herodias garzetta) auszeichnen. Die Paarungszeit läßt die Männchen eines Weberfinken, der Pyromelana franciscana, ein eigenartig samtartiges, teils schwarzes, teils scharlachrotes Hochzeitskleid anlegen, an Stelle des bescheidenen sperlingsartigen Gefieders der Zwischenzeit, das dem Weibchen zeitlebens zukommt. Einige andere afrikanische Webervögel, die sog. Witwen (Vidua, Steganura), zeigen dazu im männlichen Geschlecht zur Fortpflanzungszeit die vier mittleren Schwanzfedern hahnenfederartig verlängert und verbreitert. In einer dieser Zeit unmittelbar vorausgehenden Mauserung wachsen sie schnell heran, werden aber alsbald nach beendeter Brüteperiode wieder abgeworfen und durch einfache kurze Schwanzfedern ersetzt. Das Prachtgefieder der Paradiesvögel, wie es sich in seinen roten, gelben, grünen und blauen Farben, in seinen Federkragen, Büschen und Federschöpfen mit ihren zerschlissenen Fahnen, ihren langen nackten Schäften ausprägt, all dieser Schmuck wird nur für die wenigen Monate der Fortpflanzungszeit von den Männchen angelegt.

Recht auffallend ist es, daß wir für die eben besprochene Gruppe von äußeren Geschlechtsmerkmalen fast gar keine Beispiele aus den so mannigfachen Formenkreisen der wirbellosen Tiere anführen können. Allenfalls hierher zu rechnen wäre die Erscheinung, daß bei Libellenmännchen, bei den Männchen von Lestes etwa, eine eigenartige Weiß- oder Blaupudrigkeit des Körpers nicht unmittelbar nach dem Ausschlüpfen aus der letzten Larvenhülle sich zeigt, sondern erst mehrere Wochen später auftritt, das bedeutet genau zu dem Zeitpunkte, wo diese Männchen nach jetzt erst abgeschlossener Spermatogenese ihre geschlechtliche Vollreife erreicht haben[16]. Es darf an die erörterten Zusammenhänge gedacht werden, wenn die epitoke Geschlechtsgeneration mariner Borstenwürmer, etwa der Gattung Nereis (vergl. S. 357), sich gegenüber ihrer vorausgehenden atoken Generation auszeichnet durch den Erwerb eigenartiger

glasheller, seidenartig glänzender Borsten, die zudem noch mit großen messerförmigen Anhängen besetzt sind[17]. Es sind also diese Borsten ganz offenbar aufs engste in ihrer Erscheinung mit der Zeit der geschlechtlichen Betätigung verknüpft, treten allerdings in beiden Geschlechtern hier auf, nur in stärkerer Ausbildung bei den Männchen als bei den Weibchen.

Gerade dieses letztere Beispiel zeigt uns, daß mit dem Auftreten solcher vom Einsetzen unmittelbarster Geschlechtsbetätigung abhängiger äußerer Schaumerkmale nicht notwendig ein Dimorphismus der Geschlechter verbunden sein muß, daß also vor allem nicht immer gerade das Männchen allein, wie es eigentlich für alle bisher zitierten Fälle zutraf, der Träger solcher Merkmale ist.

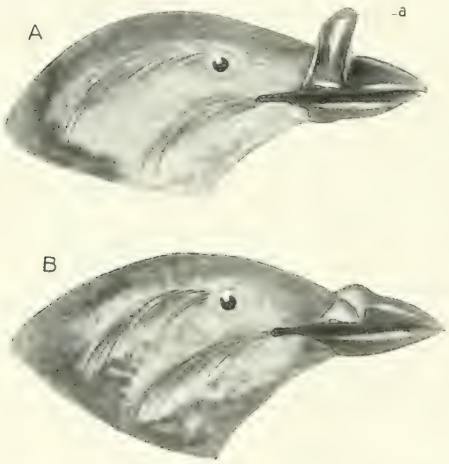


Fig. 428. Kopf des erwachsenen Vogels von Chimerina cornuta: A im Frühjahr, B im Winter. (Nach Bureau, 1878[18].) a der akzessorische Schnabelaufsatz.

Das läßt sich in einer sehr viel allgemeineren Verbreitung dartun bei Vögeln[15]. Unser großer Haubensteißfuß (Podicipes cristatus) trägt im Hochzeitskleide einen auffallenden Kopfputz, bestehend aus einem zweiteiligen Federbusch des Scheitels und einem den Vorderhals umschließenden Federkragen. Er ist in beiden Geschlechtern ziemlich gleich stark entwickelt und wird von beiden in einer besonderen Frühjahrsmauserung ausgebildet, um während der ganzen Brütezeit beibehalten zu werden. Im Herbst- und Winterkleid ist der ganze Putz nur durch unscheinbare, etwas verlängerte Federn angedeutet. In ähnlicher Weise gelangen bei dem Kormoran (Phalacrocorax carbo) vor der Brütezeit an Kopf und Hals sowie an den Außenseiten der Schenkel feine seidenartige Federchen von rein weißer Farbe zur Ausbildung, die alsdann auffallend von dem dunklen Gefieder sich abheben, wiederum beiden Geschlechtern zukommen. Weit übertroffen wird das alles von den sonderbaren Erscheinungen, wie sie die Familie der Alken darbietet[18]. Hier ist es nicht das Federkleid, hier ist es die hornige Schnabelscheide, auf welche die herannahende Paarungszeit einen umgestaltenden Einfluß ausübt. Bei der Chimerina cornuta des Beringsmeeres trägt zu dieser Zeit in beiden Geschlechtern der Oberschnabel an seiner Wurzel einen langen hornigen Auswuchs, der wie der Schnabel selbst orangegelb gefärbt ist (Fig. 428 A), im Herbste abgeworfen (Fig. 428 B) und alljährlich im Frühjahre

von neuem gebildet wird. Solche akzessorische Hornstücke der Schnabelscheide treten fernerhin auf bei Simorhynchus cristatellus, bei Lunda cirrata und dann vor allem bei Fratercula, wo sie ihren höchsten Ausbildungsgrad erreichen. Nehmen wir als Beispiel die Fratercula arctica der nordeuropäischen Küsten. Im Winter zeigt der seitlich stark zusammengedrückte Schnabel da eine merkwürdige Zweiteilung, insofern der Vorderteil wohl die normale hornige Bekleidung aufweist, die hintere, scharf gegen die vordere abgesetzte Hälfte dagegen von rein häutigen Membranen überzogen erscheint (Fig. 429 B). Im Frühjahr ändert sich das Aussehen des Schnabels von Grund aus, und zwar dadurch, daß nunmehr seine hinteren häutigen Abschnitte gleichfalls hornige Belegstücke erhalten (Fig. 429 A), welche den Knick an der Firste des winterlichen Unterschnabels völlig ausgleichen und in ihrer teils blaugrauen, teils gelben Färbung scharf sich von dem roten Vorderschnabel abheben. Besondere Hornplättchen entwickeln sich ferner ober- und unterhalb des Auges. Alle diese akzessorischen Hornstücke sind ausschließliche Kennzeichen der Paarungs- und Brütezeit, sie werden von beiden Geschlechtern in genau der gleichen Form und in der gleichen Stärke alljährlich neu angelegt.

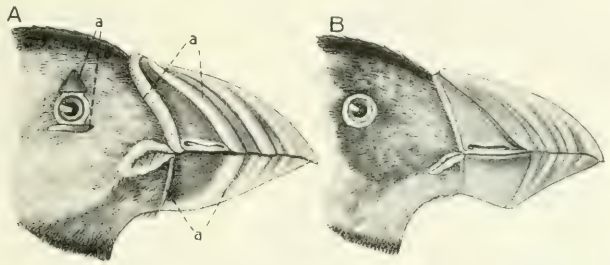


Fig. 429. Kopf des erwachsenen Vogels von Fratercula arctica: A im Frühjahr, B im Winter. (Nach Bureau, 1877[18].) a die akzessorischen Hornstücke.

Es zeigen uns ähnliches in einem einzigen Fall die Säugetiere, zugleich dem einzigen, in dem Säugetiere überhaupt ein besonderes Hochzeitskleid anlegen. Eine in Nordtenasserim heimische dunkelgraue Eichhörnchenart, Sciurus caniceps typicus, entwickelt während der Paarungszeit, und nur während dieser, einen leuchtend orangegelben Rückenstreifen in beiden Geschlechtern[19].

Es sei schließlich in diesem Zusammenhange noch bemerkt, daß die kräftig leuchtenden Farben, wie sie die Männchen der Hänflinge und Finken, des Gartenrotschwanzes im Frühjahr zur Schau tragen, daß diese nicht einer besonderen, mit dem erwachenden Paarungstrieb verbundenen Mauserung ihren Ursprung verdanken[20]. Es werden vielmehr diese Farben durchaus bereits bei der Herbstmauserung in ihrer vollen Stärke angelegt, sie sind nur zunächst verdeckt durch die unscheinbarer gefärbten peripheren Federränder und kommen erst zum Vorschein, wenn diese Ränder während des Winters sich allmählich abgestoßen haben.

So findet man beim Männchen des Gartenrotschwanzes (Ruticilla phoenicurus), das nach der Augustmauserung fast völlig dem Weibchen gleicht, unter diesem unscheinbaren Gefieder das gesamte aus schwarzen, weißen und rostroten Tönen gemischte Prachtgefieder des Frühjahres schon vor, nur überdeckt von braungrauen und weißlichen Federrändern. Und bei dem Männchen des kalifornischen Karmingimpels (Carpodacus frontalis)[21] kann man vom September bis zum Frühjahr in allen Phasen verfolgen, wie durch zunehmende Abnutzung weißgefärbter peripherer Federteilchen das matte Blaßrot, wie es zunächst nach der Mauserung erscheint, immer kräftiger wird, wie von ihm förmlich ein grauer Schleier mehr und mehr weggenommen wird, bis es in leuchtendem Mohnrot seine volle Entfaltung gewonnen hat. Alle diese das männliche Geschlecht auszeichnenden Farben sind also konstante Geschlechtsfarben, die während des ganzen Jahres bestehen, sie gehören also bereits in die Kategorie äußerer Schaumerkmale, welche wir nunmehr noch anzuführen haben.

Es läßt diese dritte Gruppe sexueller Schaumerkmale ihre Beziehungen zur Geschlechtlichkeit nur noch daran erkennen, daß diese Merkmale jeweils nur mit einem Geschlecht verknüpft sind und dadurch eine Gegensätzlichkeit im äußeren Habitus der Geschlechter hervorrufen. In ihrem Auftreten stehen sie also wohl in genauester Korrelation zur Gegenwart einer bestimmten Geschlechtsdrüse, bleiben aber im übrigen von der eigentlichen Tätigkeit einer solchen ganz unberührt.

Es können zunächst Farben sein, die zu einem Dimorphismus der Geschlechter führen. Vereinzelt nur auf Stufen niederer Organisationshöhe, bei Coelenteraten und Echinodermen. Bei einer Meduse, der Stomodoca dinema, ist die Farbe des Mundstieles beim Männchen zumeist intensiv grün, beim Weibchen ockergelb, sind die basalen Anschwellungen der Tentakel bei ersterem purpurn, bei letzterem milchigweiß oder ockerfarben. Bei einer zweiten Meduse, dem Orchistoma pileus, stehen dunkelblaugrünen Mundlippen und Tentakelwurzeln der Männchen grüne Lippen und ockergelbe Tentakel der Weibchen gegenüber[22]. Färbungsdifferenzen zeigen die Geschlechter mancher Echinodermen[23]. Von Seesternen sind die Männchen der Asterina gibbosa auf der Oberseite fahlblaugrün gefärbt, zeigen die Weibchen dagegen eine kräftige grüne Farbe, sind bei Asteracanthion-Arten die rötlichen oder rötlichbraunen Männchen stets leicht von den bläulichen Weibchen zu unterscheiden. Bei einem Schlangenstern, Ophiothrix petersi, treten zu der fleischroten Farbe der Unterseite und der Arme, wie sie die Männchen aufweisen, noch karminrote Felder und Halbringe bei den Weibchen hinzu.

Eine recht vereinzelte Erscheinung bleibt sexueller Färbungsdimorphismus auch noch bei den Krebstieren. Bei Daphniden können lebhafte blaue und rote Farbtöne nicht selten in einem Geschlecht intensivere Leuchtkraft besitzen[24]. Das wird weit übertroffen durch das Verhalten eines marinen Copepoden, der Sapphirina[25], deren Männchen sich durch einen prächtigen, von leuchtendstem Rot zu lebhaftestem Blau und Violett hin wechselnden Farbenschiller auszeichnen gegenüber den mit einfachen, nicht schillernden Farben ausgestatteten Weibchen.

Glänzend karminroten Männchen der Urothoe irrostrata, eines marinen Amphipoden, stehen gegenüber perlgraue Weibchen[26]. Den leuchtenden Farben eines bläulichgrünen Rumpfes, kirschroter Körperanhänge beim Männchen der Squilla stylifera von Mauritius entspricht eine graubräunliche, blaßrötliche Färbung der Weibchen[27]. Eine brasilianische Gelasimus-Art ist im weiblichen Geschlecht nahezu gleichförmig graubraun, wogegen der Cephalothorax der Männchen im hinteren Bereiche rein weiße, im vorderen gesättigte grüne Farben trägt[28]. Bei einer anderen Krabbe, bei Callinectes hastata[29], erscheinen die Scheren der Männchen auf der Außenseite weiß, auf der Innenseite glänzend blau und purpurn, beim Weibchen sind diese Farben matter, in bläuliche oder orangefarbene Töne abgestumpft. Und bei einer dritten Krabbe, der Porcellana sayana[30], ist das Männchen gegenüber dem Weibchen dadurch ausgezeichnet, daß bei ihm von den gelblichweißen, dunkelrot umsäumten Tupfen, wie sie in beiden Geschlechtern auf gelblichrotem Grunde stehen, daß von diesen Tupfen ein Teil noch dazu von einem himmelblauen Ring umzogen und dadurch überaus scharf aus dem Untergrund herausgehoben wird (Fig. 430).

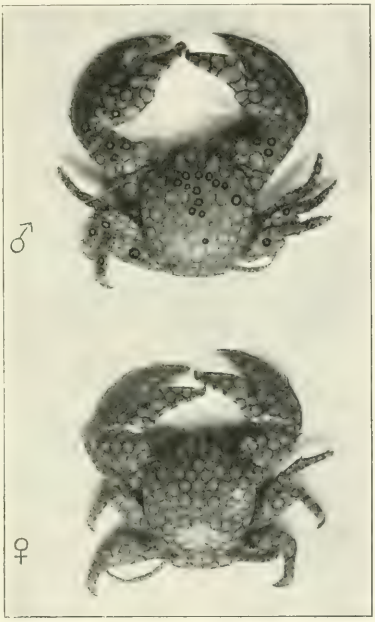


Fig. 430. Männchen (oben) und Weibchen (unten) der Krabbe Porcellana sayana von Jamaika. (Nach Andrews[30].)

Etwas häufiger ist ein solcher Dimorphismus anzutreffen bei Spinnentieren, zumal bei einer Familie derselben, bei den Springspinnen (Attiden)[31]. Beschränkung auf eine Anzahl charakteristischer Beispiele muß hier schon bei der Aufzählung genügen. Das Weibchen von Philaeus chrysops ist unscheinbar grau oder gelb gefärbt, der Hinterleib des Männchens leuchtet in prächtigem Rot; das Weibchen von Eresus cinnabarinus ist einfarbig schwarz, der Hinterleibsrücken des Männchens trägt auf hochrotem Felde vier bis sechs schwarze, weiß eingefaßte Flecken; das Weibchen von Micrommata virescens ist einfarbig grün, beim Männchen zieht dazu ein scharlachrotes Längsband über die Mitte des grünen Hinterleibsrückens; das Weibchen von Pellenes splendens zeigt bräunlich gefärbten Cephalothorax, schwarz und weiß gebändertes Abdomen, das Männchen erglänzt in metallisch blauen und grünen Farben am Cephalothorax, leuchtet in hellem Karmoisinrot am Abdomen.

Sexueller Färbungsdimorphismus erreicht eine höchste Ausbildungsstufe nach Intensität wie Häufigkeit des Auftretens bei gewissen Insektenordnungen. Keineswegs freilich bei allen, so lebhaft auch im allgemeinen ihr Äußeres in Farben glänzen mag, man denke nur an Cikaden, Käfer, Wespen, Bienen. Eigentlich handelt es sich bei ihnen nur um zwei Formenkreise, um die Libellen und die Schmetterlinge. Bei ersteren ist es insbesondere die Färbung des Körpers, zumal des langgestreckten Hinterleibes, wie auch gelegentlich der Flügel, durch welche die Geschlechter sich voneinander unterscheiden. Intensiv rot ist der Hinterleib bei Sympetrum-Männchen, gelblich bei ihren Weibchen; blau gefleckt ist er bei Aeschna-Männchen, gelb oder grün gefleckt bei deren Weibchen; blau erscheint er bei Agrion-Männchen, dunkel metallisch bei den Weibchen. Eine blaue bis stahlblaue Flächen- oder Bindenfärbung zeichnet die Flügel der Calopteryx-Männchen aus, während sie bei den Weibchen in leichter Tönung gleichmäßig durchscheinend bleiben. Bei amerikanischen Libellen kann eine entsprechende rote Flügelfärbung auftreten.

Gewaltig ist aber dann das Maß der Farbenunterschiede, welche die Geschlechter zahlloser Schmetterlingsarten auszeichnen, vor allem der Tagfalter. Da seien erwähnt die tropischen Papilioninen, deren Männchen vielfach durch leuchtend rote, blaue oder grüne Farbfelder sich vor ihren Weibchen hervortun, alle übertreffend die indoaustralischen Ornithoptera-Männchen mit ihren prächtigen goldenen und grünen Farben; da seien genannt die Pieriden, deren männliche Schmuckfarben in den mannigfachsten Nüancen zwischen gelb und rot sich bewegen (unter unseren einheimischen Faltern bietet sich als Beispiel der Aurorafalter, Euchloe cardamines); da seien genannt die Bläulinge (Lycaeniden), deren Männchen so oft durch ihre blaue Flügelfarbe den unscheinbar bräunlichen Weibchen voranstehen; oder die Schillerfalter (Apatura iris und ilia) mit dem prachtvollen blauen oder roten Schiller der Flügeloberseite ihrer Männchen; und endlich die auf die Tropen Indiens und Amerikas beschränkten Morphoninen, deren Männchen mit dem wundervollen Glanz ihrer blauen Flügel wohl zu den farbenprächtigsten Geschöpfen der Erde gehören. Nicht zu verwundern ist es, daß vielfach zusammengehörige Geschlechter als verschiedene Arten beschrieben wurden, wie etwa bei dem südamerikanischen Papilio sesostris, dessen Weibchen an der Stelle des großen smaragdgrünen Innenrandfleckens des männlichen Vorderflügels einen weißen Flecken trägt und als Papilio tullus zunächst eine selbständige Art vertreten durfte[32].

Den Schmetterlingen gleichwertig ist dann nur noch eine einzige Tiergruppe, die Wirbeltierklasse der Vögel. Da können ganze Familien durch das farbenprächtige Gefieder der Männchen, durch das schmucklose Federkleid der Weibchen einen solchen Dimorphismus zeigen. Ich brauche nur zu nennen die Fasanenvögel und Pfauen, die Kolibris und Honigsauger (Nectariniiden), die Paradiesvögel. Da können einzelne Arten sich besonders in einem solchen, zuweilen überaus auffallenden Dimorphismus hervortun. Chrysoenas victor, eine Taube von den Fidschiinseln, ist vorherrschend orangerot als Männchen, intensiv grün als Weibchen; Eclectus pectoralis, ein Papagei von Neuguinea, zeigt gras-

grüne Grundfärbung als Männchen, scharlachrote als Weibchen; Cotinga cincta, ein Schreivogel Brasiliens, ist tief ultramarin- und purpurveilchenblau als Männchen, hellbräunlich als Weibchen; Cyanerpes cyaneus, ein Singvogel Südamerikas, ist in ähnlicher Weise als Männchen ultramarinblau, als Weibchen zeisiggrün; ein anderer amerikanischer Singvogel, die zu den Tanagriden gehörige Piranga rubra, ist als Männchen rot, als Weibchen olivengrün und gelb. Und so ließe sich die Liste noch lange fortsetzen. Auch unter unseren einheimischen Singvögeln finden sich der Beispiele gar nicht so wenige, wenn auch die Gegensätze nicht derart grell hervortreten, man denke an unseren Gartenrotschwanz, an das Blaukehlchen, den Pirol, den Blutfinken, den Buchfinken, den Blutbänfling und so fort[33].

Fig. 431. Weibchen (links) und Männchen (rechts) von Heliocopris andersoni aus Ostafrika. (Nach der Photographie eines Präparates im Phyletischen Museum zu Jena.)

Bei den Säugetieren spielen Färbungsunterschiede der Geschlechter eine nur sehr untergeordnete Rolle, wohl im Zusammenhang mit der geringen Farbenintensität, welche diese Wirbeltiere ganz allgemein in ihrem Äußeren zeigen. Häufig sind es fast nur Abstufungen der Farbennüancen, in denen die Geschlechter sich unterscheiden[34]. Das Männchen der Pferdeantilope (Hippotragus niger) ist glänzend schwarz, das Weibchen tief nußbraun; das Männchen der Nyala angasi, eines Buschbocks, ist rauchgrau, das Weibchen lebhaft kastanienbraun; das Männchen des roten Riesenkänguruhs (Macropus rufus) brillantrot, das Weibchen blaugrau. Auffallender wird der Gegensatz, wenn eine abweichend gefärbte Zeichnung hinzutritt. Das Männchen eines Beutlers, von Petaurus breviceps, besitzt eine weiße Schwanzspitze, die dem Weibchen fehlt; das Männchen eines anderen Beutlers, des Phalanger maculatus, unterscheidet sich zum wenigsten in einem großen Teil seines Verbreitungsbezirkes durch ein buntes,

weiß und rostrot gefleckte Fell von seinem einfarbig grauen Weibchen[35]; das Männchen der Sattelrobbe (Phoca groenlandica) trägt auf gelblichweißer Grundfarbe einen großen schwarzen sattelförmigen Rückenflecken, der dem Weibchen gänzlich abgeht; das Männchen des Lemur macaco ist vorwiegend schwarz, das Weibchen durch sein vorherrschend rostfarbenes Fell und seine weißlichen Wangen so auffallend abweichend gefärbt, daß man es als eine besondere Art (L. leucomystax) ursprünglich beschrieben hat. Grell wirkende Kontrastfarben sind bei Säugetieren sehr selten anzutreffen, wir begegnen solchen eigentlich nur am Körper altweltlicher Affen[36]. Das Gesicht des männlichen Mandrill (Mandrillus maimon) erstrahlt in dem leuchtenden Kornblumenblau seiner nackten Wangenwülste, in dem brennenden Scharlachrot seiner Nase, in dem

Fig. 432. Weibchen (links) und Männchen (rechts) von Xylotrupes dichotomus aus Japan. (Wie Fig. 431.)

Zitronengelb des Backenbartes. Alle diese Farben sind beim Weibchen viel blasser, seine Nase ist nicht rot, sondern schwarz.

Neben der Farbe wirkt die Form — in Auswüchsen des Körpers, in Verlängerung einzelner Körperteile, in verstärktem Wachstum von Elementen der Körperbedeckung. Dabei sind es so gut wie ausschließlich die Männchen, welche durch solche Bildungen sich auszeichnen. Auswüchse des Körpers treffen wir bei Insekten. Bei einer ostafrikanischen Schildwanze, bei der Gattung Elapheozygum, trägt das Männchen einen geweihartigen Kopfaufsatz, der dem Weibchen völlig abgeht, bei den Männchen mancher tropischer Lehmwespen aus der Familie der Eumeninen sind derartige Fortsätze hörner- oder spießartig gestaltet[37], Seltsamstes und Bizarrstes leisten sich aber darin die Männchen gewisser Blatthornkäfer (Lamellicornier). Da wachsen aus Kopf- und Halsschild (Prothorax) Zapfen und Hörner der abenteuerlichsten Form hervor, bald in der Einzahl

und bald in der Mehrzahl, gerade oder gekrümmt, spitz sich verjüngend oder blattartig verbreitert, bald mit Zähnchen und Zacken versehen, bald gar am Ende sich geweihartig zerteilend. Herkuleskäfer (Dynastes) und Nashornkäfer (Oryctes) sind bekannte Beispiele dieser Art, dazu mögen einige Abbildungen (Fig. 431 bis 433) noch weiterhin die Vielgestaltigkeit dieser Seltsamkeiten veranschaulichen. Am Körper der zugehörigen Weibchen ist von allem zumeist nicht einmal eine Andeutung zu finden.

Eigenartige Auftreibungen, Zapfen- und Höckerbildungen zeichnen den Kopfteil des Cephalothorax der Männchen einiger Spinnenfamilien, der Micryphantiden und Linyphiiden aus, solche erreichen eine ganz gewaltige Ausdehnung vor allem bei den Walckenaeria-Arten[38].

Fig. 433. Weibchen (links) und Männchen (rechts) von Chalcosoma atlas aus Sumatra. (Wie Fig. 431.)

Entsprechende Beispiele liefern neben den Gliedertieren die Wirbeltiere. Zunächst die Männchen einzelner Reptilien[39]. Das Männchen des Nashornleguans (Metopocerus cornutus) von Mittelamerika trägt auf der Schnauze drei kegelförmige hornartige Schuppen, dazu mächtige wulstartige Auftreibungen zu beiden Seiten des Hinterkopfes. Die Männchen der Chamaeleons des tropischen Afrika zeigen einen geradezu überraschenden Reichtum an solchen Bildungen. Da können plattenförmige beschuppte Hautlappen, im Inneren durch Knochenlamellen gestützt, von der Schnauze sich erheben, da können geringelte Hörner, die gleichfalls durch Knochenzapfen eine innere Stütze erhalten, von Schnauze und Stirnfläche auswachsen und direkt nach vorn gerichtet den Kopf des Männchens recht absonderlich gestalten (Fig. 434A). Alle diese Bildungen treten in sehr wechselnder Zahl und Anordnung bei den einzelnen Formen auf, sie fehlen den weiblichen Tieren (Fig. 434B).

Es können in diesem Zusammenhange angeführt werden zahlreiche Vogelmännchen[11]. Die männliche Brandente (Tadorna tadorna) trägt an der Schnabelbasis einen roten Höcker, die männliche Höckergans (Sarcidiornis) ebenda einen seitlich zusammengedrückten fleischigen Lappen, das Männchen von Crax globicera, einem Hokkovogel, wiederum an dieser Stelle einen mächtig aufgetriebenen gelben Rundhöcker. An Vielgestaltigkeit derartiger Aufsätze unübertroffen stehen die Hühnervögel da, deren Männchen so häufig an Kopf und Hals mit intensiv gefärbten oder schwellbaren Kämmen, Warzen, Hautlappen und ähnlichem ausgestattet sind, man denke an unsere Haushühner, an die Truthühner, an manche Fasane, wie etwa das Satyrhuhn (Tragopan satyra) und an andere. Am sonderbarsten nehmen sich vielleicht die Procnias-Arten aus,

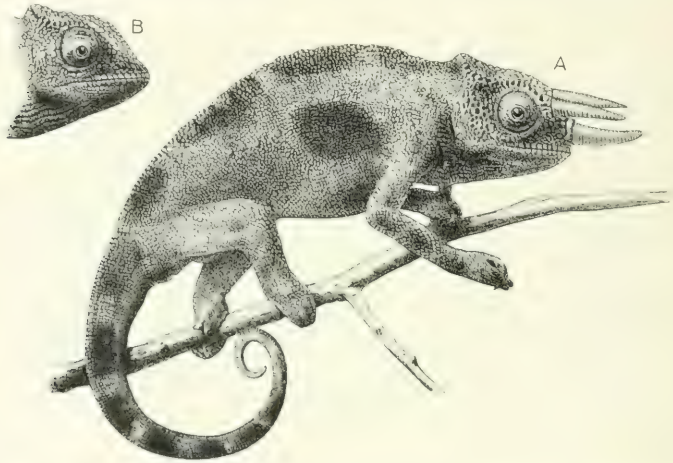


Fig. 434. Die Geschlechter des Chamaeleon johnstoni: A das Männchen, B Kopf des Weibchens. (Nach Boulenger[40].)

Schreivögel des tropischen Amerika, deren Männchen lang fadenförmige oder zipfelförmige Hautauswüchse an Stirn und Schnabelwurzeln tragen.

Sogar die Säugetiere bieten einige Fälle dieser Art, wir finden sie unter den Robben[12]. Da zeichnet sich die männliche Elefantenrobbe (Macrorhinus) durch die rüsselförmige fleischigmuskulöse Verlängerung der Nase aus, die bei etwa vierzig Zentimeter Länge in der Erregung auf das Doppelte ausgedehnt werden kann (Fig. 435). Da trägt die nordische Klappmütze (Cystophora cristata) als erwachsenes Männchen einen häutigen Sack auf der Oberseite der Schnauze, der willkürlich mit Luft gefüllt und entleert werden kann, in ersterem Zustand eine imposante Blase von fünfundzwanzig Zentimeter Länge und zwanzig Zentimeter Höhe darstellt und dann förmlich wie eine aufgeblähte Mütze dem Vorderkopf aufsitzt. Den Weibchen fehlen solche Bildungen durchaus.

Vergrößerung oder Verlängerung ganzer Körperteile finden sich nur vereinzelt. Ich könnte da anführen die Krabbengattung Gelasimus, bei deren Männchen die eine Schere so exzessiv groß geworden ist, daß sie den Körper ihres

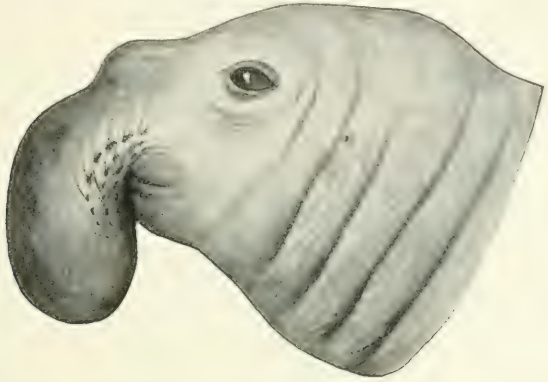


Fig. 435. Kopf einer ausgewachsenen männlichen Elefantenrobbe (Macrorhinus angustirostris). (Nach Sokolowsky[42].)

Trägers an Größe übertrifft (Fig. 436), während die andere klein bleibt und damit den beiden Scheren der Weibchen sich gleichstellt[43]. Da wären zu nennen die Knochenfische, wo im männlichen Geschlecht die Flossen vielfach verbreitert oder in lange Zipfel ausgezogen sein können, wie es viele der beliebtesten Zierfische zeigen, am ausgeprägtesten wohl die Makropoden.

Fig. 436. Männchen von Gelasimus vocans, mit großer (a) und kleiner (b) Schere. (Aus G. Cuvier, Le Règne animal.)

Weit häufiger sind nicht einzelne Körperteile selbst verlängert oder verstärkt, wohl aber die Integumentgebilde, welche sie äußerlich bedecken. Unter den wirbellosen Tieren geben wohl das prägnanteste Beispiel dieser Form männlicher Körperauszeichnung die Springspinnen (Attiden) ab[44], wo bald besondere Haarschöpfe vom Körper selbst sich erheben, bald die Extremitäten mit einem Besatz dichter gestellter oder verlängerter Haare ausgestattet sind, dann freilich diese Extremitäten dazu noch ihrerseits nach Länge oder Breite vergrößert sein können (Fig. 440). Unter den Wirbeltieren sind es dann vor allem die Vögel,

deren Federkleid zur Ausbildung männlicher Schaumerkmale überreichlich Gelegenheit geboten hat[11]. Da können zunächst Kopf und Hals Träger mannigfachen Federschmuckes sein, man denke an die kronenartige Haube des Pfauhahnes, an die als lange Ohranhänge aufrichtbaren weißen Wangenfedern des Ohrfasans (Crossoptilum), an die herabfallenden Nackenfedern des Bankivahahnes, an den mantelartigen Halskragen des Goldfasans (Chrysolophus), an die zarten zerschlissenen Bartfedern der männlichen Trappe (Otis tarda), an den merkwürdigen aufrichtbaren helmförmigen Kopfaufputz des Schirmvogels (Cephalopterus), an die Kopfhauben und Federkragen so mancher Kolibrimännchen, des Helmkolibris (Oxypogon lindeni), der Schweifelfe (Heliactin bilophum), der Prachtelfen (Lophornis). Da werden dann ferner vor allem die Schwanzfedern zur Ausbildung langer Körperanhänge herangezogen, genannt seien die Fasane, unter denen wohl der Hahn von Rheinhardtius ocellatus sowie der Argusfasan

Fig. 437. Kopf eines alten Männchens von Midas imperator. (Nach Goeldi[45].)

das Äußerste erreichen, genannt seien der Bankivahahn mit seinen Sichelfedern, der Pfauhahn mit seiner langen Schwanzschleppe, die Männchen tropischer Nachtschwalben (Macropsalis creagra, Scotornis climacurus) mit ihren lang nachschleifenden Steuerfedern, die Männchen von Pharomacrus mocinno mit einer wohl alles andere überbietenden Verlängerung der oberen Schwanzdeckfedern, die zahlreichen Kolibrimännchen, die sich durch ihre verlängerten und häufig auffallend geformten Schwanzfedern auszeichnen, wie etwa die Flaggensylphe (Ocreatus underwoodi), die Wundersylphe (Loddigesia), die Schleppensylphen (Lesbia), genannt seien endlich die Männchen des Leiervogels (Menura) mit der eigenartigen Leierform ihrer nicht nur stark verlängerten, sondern auch gänzlich umgestalteten Schwanzfedern. Seltener werden naturgemäß die Flügelfedern in diesem Sinne verwendet und umgebildet werden können. Am ehesten mag das noch angängig sein bei den Flügeldeckfedern, die bei Pharomacrus mocinno wie ein Palmwedelbüschel zu beiden Seiten des Körpers herabfallen, ist aber

doch auch nicht völlig unterblieben an den Schwungfedern. Bei dem Männchen einer Nachtschwalbe des tropischen Afrika, bei dem Cosmetornis vexillarius, sind einzelne Handschwingen, darunter vor allem die neunte, sehr beträchtlich verlängert, und bei einer zweiten solchen Nachtschwalbe, bei dem Macrodipteryx longipennis, erreicht eben diese neunte Handschwinge bei einer Körpergröße des ganzen Vogels von einundzwanzig Zentimetern eine Länge von nicht weniger als dreiundvierzig Zentimetern, ist zudem dadurch ausgezeichnet, daß erst am Ende des vollkommen kahlen Federschaftes eine sechzehn Zentimeter lange Federfahne nachschleift.

Bei den Säugetieren übernimmt die gleiche Rolle zur Schaffung sexueller Schaumerkmale das Haarkleid, wenn auch in lange nicht so ausgedehntem Maße wie bei den Vögeln das Gefieder. Man erinnere sich der Mähnenbildungen: eine solche umschließt Kopf und Hals des männlichen Löwen, bedeckt den Rücken alter Männchen der Mähnenrobbe (Otaria bryonia), findet sich männlicherseits in zum wenigsten beträchtlich stärkerer Ausbildung an Kopf, Hals und Vorderbrust des Wisentstiers und bei manchen Antilopen (Strepsiceros kudu), kann hier sogar ausschließlich den Männchen zukommen, wie bei Nyala angasi, bildet beim Männchen des Mantelpavians (Papio hamadryas) einen förmlichen Schultermantel, der dem Weibchen gänzlich fehlt. Die Affen im besonderen sind dann ferner durch Bartbildungen ausgezeichnet. Bärte finden sich bei neuweltlichen Affen, wo die Gattung Pithecia durch einen dichten Kinnbart ausgezeichnet ist, der wohl beiden Geschlechtern zukommen kann, bei Pithecia chiropotes aber nur vom Männchen getragen wird[36], wo mit einem geradezu phänomenal entwickelten weißen Schnurrbart die erwachsenen Männchen von Midas imperator (Fig. 437) ausgestattet sind[45]. Bartbildungen hat ein anthropoider Affe, der Orang-Utan, als Kennzeichen des männlichen Geschlechtes entwickelt, ihm stehen verlängerte Barthaare auf Oberlippe und Kinn (Fig. 438) und sind demgemäß wohl völlig homolog dem Mannesbarte des Menschen[46]. Was den Menschen selbst anlangt, so fehlt der Bart wohl keiner Menschenrasse, wenn auch seine Haare zuweilen, etwa bei Indianerstämmen, erst spät und nur spärlich auftreten und dann fortgesetztes Ausrupfen ein tatsächliches Fehlen verwirklicht. Keineswegs gilt jedenfalls, daß etwa innerhalb der Menschenrassen eine auf- oder absteigende Entwicklung des Bartwuchses festgestellt

Fig. 438. Männchen des Orang-Utan mit typischer Bartbildung. (Aus Sarasin[48] nach Brandes[47].)

werden könnte. Einen sehr starken Bartwuchs besitzen beispielsweise die Papuas und die Australier, aber auch die Europäer, während schwachen Bartwuchs Hottentotten, Malaien, Mongolen aufweisen[48].

In welcher Beziehung stehen nun diese Schaumerkmale, die ihren Ursprung ganz zweifellos in der Geschlechtlichkeit, und zwar ganz vorzugsweise in der männlichen Geschlechtlichkeit haben, zur Geschlechtsbetätigung? Schaumerkmale sollen gesehen werden und dieser Bestimmung kann nichts dienlicher sein als eine Schaustellung. Lassen wir auch darin die reinen Tatsachen der Beobachtung sprechen.

Da fast stets die Männchen die Träger auszeichnender Körpermerkmale sind, ein von letzteren ausgehender wirksamer Sinnesreiz also auf die Weibchen berechnet sein muß, so ist es ohne weiteres verständlich, wenn eine Schaustellung vorzugsweise in dem Gebahren der Männchen zum Ausdruck kommt. Die buntgefärbten Krabbenmännchen der Gattung Callinectes stolzieren vor ihren Weibchen mit hoch auf die Fußspitzen erhobenem Körper und ausgebreiteten Scheren langsam und prunkhaft umher[49]. Noch auffallender benehmen sich die Männchen der vor kurzem erst erwähnten Gelasimus-Arten, deren vergrößerte Schere dazu noch lebhafteste Farben trägt[50]. Zur Paarungszeit kommen diese Krabben aus ihren Schlammlöchern, in denen sie sich sonst aufzuhalten pflegen, hervor und begegnet dann ein Männchen einem Weibchen, so richtet es sich unter allen Anzeichen einer stärksten Erregung hoch auf und beginnt die große hoch erhobene Schere in schnellstem Tempo und schließlich wie rasend hin und her zu schwingen als ein weithin leuchtendes Signal seiner Gegenwart (Fig. 439). Kommt das Weibchen heran, so wird es von dem Männchen nach seiner Schlammhöhle hingedrängt und wird hier die Begattung vollzogen.

Weit übertroffen werden aber diese immerhin nur vereinzelt unter den Krebstieren auftretenden Erscheinungen von den Schaustellungen, wie sie die Männchen zweier Spinnenfamilien, der Lycosiden[51] und der Attiden[52] (Springspinnen), vor den Weibchen ausführen. Ausgangspunkt dieser Schaustellungen bilden die einfachen Tastbewegungen der Vorderbeine, es geschieht zunächst nichts weiter, als daß diese letzteren vor dem Weibchen weit ausgespannt und wieder zusammengelegt werden (Fig. 440A). Es können diese Bewegungen unterstützt werden durch Schwingen der Palpen und krampfhaftes Schütteln des ganzen Körpers, wie bei Pardosa nigropalpis, und durch das alles sind sie geeignet, auszeichnende Körpermerkmale des männlichen Körpers, wie sie ja besonders bei den Attiden in so auffälliger Form sich finden, aufs eindringlichste dem abwartenden Weibchen vorzuführen. Bei Lycosa stonei sind die lebhaft hin und her schwingenden Vorderbeine der Männchen mit einem dichten Haarbesatz versehen, bei Wala mitrata sind sie stark verlängert und auffällig behaart (Fig.440B), werden da weit ausgebreitet und in ihrer Auffälligkeit noch hervorgehoben durch das hin und her pendelnde Abdomen. Bei Maevia vittata rudert das hochaufgerichtete Männchen mit seinen emporgereckten Vorderbeinen heftig hin und her (Fig. 440C), zieht des weiteren die Aufmerksamkeit auf sich durch die dunklen

Haarschöpfe, welche auf der Rückenfläche des dem Weibchen zugekehrten Cephalothorax sich erheben. Durch hohes Emporheben und starkes Hin- und Herschwingen bringt das Männchen von Peckhamia picata sein metallisch schwarz erglänzendes Abdomen zur Geltung (Fig. 440 D), es pflanzt sich zugleich dabei derart vor dem Weibchen auf, daß die in stahlblau irrisierender Farbe leuchtenden plattenförmigen Verdickungen des ersten Beinpaares demselben voll zu Gesicht kommen. Und diese letztere Schaustellung wird noch augenfälliger bei Euophrys monadnock, wo das Männchen, während es vor dem Weibchen hin und her gleitet, seine Beine stets so setzt, daß die lebhaft orangerot gefärbten Schenkel

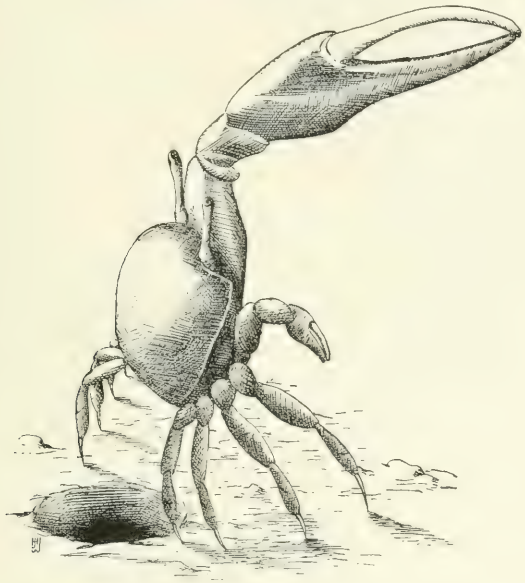


Fig. 439. Werbendes Männchen einer sog. Winkerkrabbe (Gelasimus). (Nach Pearse[50].)

der hinteren Beinpaare von vorn her gut sichtbar bleiben (Fig. 440 F). Wieder anders benimmt sich das Männchen von Pellenes viridipes, dessen Haltung einmal die dreiseitige Verbreiterung des zweiten Gliedes des dritten Beinpaares von vorn her erblicken läßt, vor allem aber die Aufmerksamkeit lenken soll auf die hoch erhobenen und wiederum lebhaft bewegten Vorderbeine, die durch ihre zart hellgrüne Farbe und ihren weißen Haarsaum noch mehr vom übrigen Körper sich abheben (Fig. 440 E). Und am ganzen Körper lebhaft gefärbte Spinnenmännchen, wie die oben (S. 443) erwähnten Männchen von Pellenes splendens, führen vor ihren Weibchen förmliche Tänze aus. Sinn aller dieser Schaustellungen, deren ausgewählte Zahl leicht um ein Beträchtliches zu ver-

mehren wäre, ist überall, Schaumerkmale der Männchen in denkbar höchstem Maße vor den Weibchen zur vollendetsten Wirkung zu bringen.

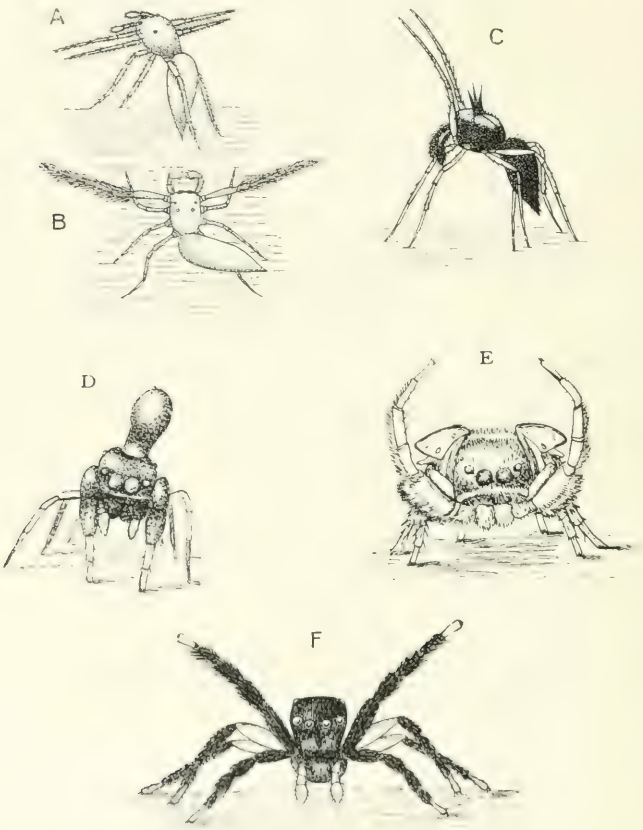


Fig. 440. Schaustellungen der Männchen verschiedener Springspinnen (Attiden): A von Marptusa familiaris, B von Wala mitrata, C von Maevia vittata, D von Peckhamia picata, E von Pellenes viridipes, F von Euophrys monadnock. (A—C nach Peckham, 1889[62], D—E nach Peckham, 1890[62] aus Dahl[38], F nach Peckham, 1909[62].)

Auffallenderweise fehlen bei den Schmetterlingen Schaustellungen so gut wie ganz. Wohl ist hier und da von Tagfaltern beschrieben worden, wie die Männchen in gaukelndem Fluge ihr Weibchen umflattern, aber im Vergleiche zu der ungeheuren Mannigfaltigkeit und Intensität ihrer auszeichnenden Ge-

schlechtsfarben bedeutet das wenig oder nichts. Wenn wir bei Insekten nach Erscheinungen suchen, die in irgendeiner Art mit Schaustellungen der Männchen in Zusammenhang gebracht werden können, so finden wir solche bei Insekten, die so gut wie keinerlei besondere äußere Geschlechtsabzeichen besitzen. Wir finden sie in der Form der sog. Hochzeitstänze, bei den Ephemeriden, bei Perliden, bei einigen Trichopteren, bei manchen Dipteren. Die Ephemeriden oder Eintagsfliegen[53] vollführen solche Tänze in großen Gemeinschaften, in Schwärmen, die wie eine stehende Mauer die Ufer der Gewässer umsäumen und stets ausschließlich aus Männchen sich zusammensetzen. Jedes derselben führt innerhalb des Schwarmes seinen selbständigen Tanzflug aus. In flatterndem Flügelschlag steigt es mit fast senkrecht gestelltem Körper steil empor und läßt sich dann langsam niedersinken, wobei die halb ausgebreiteten bewegungslosen Flügel sowie die gespreizten Beine und Schwanzborsten eine fallhemmende, also fallschirmartige Wirkung ausüben. Ein plötzlicher Flügelschlag und Seitenflug unterbricht den Fall und der Aufstieg beginnt von neuem. Für diesen Aufstieg zeigt der Körper der Eintagsfliegen noch eine eigenartige Anpassung, insofern der Mitteldarm zu einer Art aerostatischen Organs umgewandelt ist[54]. Die Tiere nehmen keine Nahrung zu sich, dagegen vermögen sie Luft in den Mitteldarm einzuschlucken und hier durch Kontraktion eines vorderen und hinteren Ringmuskels festzuhalten. Im Bereiche der vorderen Abdominalsegmente bildet sich somit eine umfangreiche durchscheinende Luftblase aus, die in ihrer Gesamtheit als Auftriebmasse wirkt, auf jeden Fall das spezifische Körpergewicht des Tieres verringert und so die Arbeit des Aufstieges und des Schwebens erleichtert. Beim Sinken öffnet sich der hintere Schließmuskel des Mitteldarmes, die Luft wird durch den Enddarm entleert und die natürliche Schwere des Körpers unterstützt die Abwärtsbewegung. Am vollkommensten sind diese Einrichtungen wohl bei Baëtis ausgebildet, das Tier hält sich lange Zeit ruhig schwebend in der Luft, um dann plötzlich pfeilschnell herabzusinken.

Vereinzelt finden sich derartige mit Schwarmbildung verbundene Hochzeitstänze der Männchen dann ferner bei Perliden (Isopteryx tripunctata)[55] und Phryganiden (Leptoceriden)[55], häufiger und allgemeiner treten sie wieder bei Dipteren auf. Hier sind es vor allem die Familien der Culiciden und Chironomiden, deren Männchen in kleineren oder größeren Schwärmen in der Luft sich ansammeln und da in ständigem Auf- und Abtanzen den Blicken der Weibchen sich aussetzen[56]. Die gleichen Gewohnheiten zeigt aus der Familie der Limnobiiden die Gattung Trichocera[57], solche Gewohnheiten sind in eigenartiger Weise modifiziert in der Familie der Empiden, wo sonderbare Hilfseinrichtungen zweckfördernd hinzutreten. Ausgangspunkt dieser letzteren sind eigenartige kleine Fangnetze, welche die männlichen Fliegen der Gattung Hilara[58] aus einer seidenartigen Gespinnstsubstanz anfertigen, zwischen ihren Beinen mit sich tragen und zum Wehrlosmachen kleiner Insekten, ihrer Nahrung, verwenden. Bei einer Art dieser Gattung nun, bei Hilara sartor des Alpengebietes, wird dieses schleierartige Netz von elliptischem Umriß niemals mehr zum Bewältigen der Beute benutzt, es dient vielmehr jetzt ausschließlich den Männchen als Steuer

und Segel bei ihren in gemeinschaftlichen Schwärmen ausgeübten Tanzflügen. Ein solcher Tanzflug hat stets eine ganz bestimmte Bahn (Fig. 441), er bewegt sich zunächst von einem Punkt aus schräg abwärts, biegt dann in scharfem spitzen Winkel um, setzt sich horizontal in gerader Richtung fort und steigt schließlich in mehreren leichten Kurven aufwärts bis zu einem Ruhepunkt, von dem aus das ganze von neuem beginnt. Mittel- und Hinterfüße tragen das hinten nachschleppende Schleierchen, und dabei mag dieses neben seiner aerostatischen Funktion zugleich noch mit seinem milchweißen opalisierenden Silberglanz nicht wenig teilhaben an einer erhöhten Sichtbarkeit seines Trägers. Ganz offensichtlich zeigt sich diese letztere Bedeutung bei der auffallendsten Erscheinung dieser Art, wie sie die Männchen einer Empis bieten[59]. Es tragen dieselben während ihres hin- und hertanzenden Fluges zwischen den Hinterbeinen eine merkwürdige ballonartige hohle Blase (Fig. 442), deren zarte Wandung sich aus lauter kleinen Bläschen zusammensetzt. Auch hier scheint das Ganze mit einer ursprünglichen Fangvorrichtung zusammenzuhängen, zum wenigsten findet man stets im vorderen Bereich des Ballons den Körper einer toten Fliege. Das Material aus welchem der Ballon aufgebaut wird, ist ein ganz anderes als bei Hilara sartor, es scheint Sekreten von Analdrüsen zu entstammen, und die Bedeutung des Ballons scheint völlig einseitig in dem Sinne festgelegt zu sein, daß er weithin im Sonnenscheine leuchtend ein auffallendes Schaumerkmal für seinen Träger abgibt, dem Weibchen den Weg zu dem Paarungsgenossen weist.

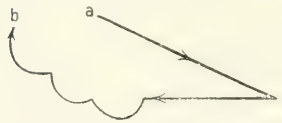


Fig. 441. Flugbahn des Männchens von Hilara sartor. (Nach Mik[58].) a Ausgangs-, b Endpunkt.

Fig. 442. Die ballontragende Fliege Empis: oben ein fliegendes Männchen, unten ein Pärchen in Kopula. (Nach Aldrich and Turley[59].)

Unter den Wirbeltieren haben zunächst die Fische ein reiches Beobachtungsmaterial geliefert. Überaus häufig geht da dem schließlichen Paarungsakt ein Vorspiel voraus, in dem das Männchen sein prächtiges Hochzeitskleid vor dem Weibchen in steten Drehungen und Wendungen, unter ständigem zitterndem Spiel der ausgebreiteten Flossen leuchten läßt[60], nirgends vielleicht in stärkerem

Ausdruck als bei den Makropoden[61]. Stets zeigt das Männchen von Makropodus viridi-auratus sein Liebesspiel nur dann, wenn voll die Sonnenstrahlen seinen Körper treffen. Unter maximaler Spreizung seiner Flossen stürmt es dann in ruckweisen Stoßbewegungen auf das Weibchen los, ohne es freilich je zu berühren, und in höchster Pracht und Intensität erstrahlen dabei seine Farben, seine goldiggrünem Untergrund aufgesetzten goldroten Querbänder. Schaustellungen sind bekannt von den Männchen der Eidechsen, hoch aufgerichtet stolziert das Männchen der Lacerta viridis in seinen prangenden Farben mit erhobener glänzend himmelblau leuchtender Kehle um sein Weibchen herum[62].

Nirgendwo aber wird die Schaustellung äußerer Körpermerkmale wohl offenbarer als in den Balzkünsten der Vogelmännchen[63]. Das beginnt in seinen primitivsten Formen mit einfachem Sträuben der Kopffedern, mit Aufblähen des Gefieders, Spreizen der Flügelfedern und mit Ausbreiten des Schwanzfächers, das ist dann weiter mit auffallenden Gebärden und Bewegungen verbunden, und alles das kommt zum höchsten Ausdruck überall da, wo es gilt, besondere Schaumerkmale zur höchsten Wirkung zu bringen. Wie entfalten die Pfauenhähne ihr prächtiges Schwanzrad vor den Hennen, wie suchen sie dabei deren Aufmerksamkeit auf sich zu lenken, wie spreizt der Argusfasan seine mit leuchtenden Tüpfeln und Augenflecken besetzten Flügelfedern vor dem Weibchen, wie bringt der Goldfasan in zierlichsten Wendungen den Schmuck seiner Kopfhaube, des Halskragens und des Schwanzgefieders vor der Henne zur Geltung, wie zeigt der Satyrhahn (Tragopan satyra) während des Balzens seine Schönheit in den aufrichtbaren tiefblau gefärbten Kopfhörnchen, in dem ausgebreiteten nackten Kehlfeld, das auf blauem Grunde blutrote Flecken trägt, wie entfalten die Männchen der Paradiesvögel in förmlichen Tänzen ihr Prachtgefieder, wie bieten die Männchen der Kolibris in Liebesspielen und Flugkünsten ihren leuchtenden Federschmuck vor dem umworbenen Weibchen dar. Das sind ja alles längst wohl bekannte und oft beschriebene Erscheinungen, sie seien hier nur eben angeführt als Belege für ihre Tatsächlichkeit, leicht wird die zitierte Literatur es jedermann ermöglichen, sich nach Belieben die Zahl der Beispiele zu vermehren.

Und was ist nun der Sinn dieser Schaustellungen? Soweit das Männchen sich ganz offensichtlich den Blicken des Weibchens aussetzt, handelt es sich dabei doch wohl zum mindesten darum, die Aufmerksamkeit des Weibchens zu erregen, es auf die Gegenwart des andersartigen Geschlechtsgenossen hinzuweisen. Die Wirkung der vorgeführten Merkmale wäre also zunächst die von Geschlechtserkennungsmerkmalen. Als solche muß freilich schon alles wirken, was äußerlich das eine Geschlecht gegenüber dem anderen auszeichnet, dazu bedarf es an sich durchaus nicht einer besonderen Schaustellung, und viele der oben aufgezählten männlichen Sondereigenschaften in Färbung und Körpergestalt mögen einzig und allein durch ihre Gegenwart wirksam sein, natürlich um so intensiver wirksam sein, je stärker sie äußerlich hervortreten. Das ist natürlich auch der Sinn der bunten Gewänder, welche die Männchen so vieler Tagfalter und Vögel vor ihren Weibchen auszeichnen, durch sie werden Ge-

schlechtserkennungsmerkmale schärfster Ausprägung und Wirksamkeit geschaffen. Die Schaustellung will dann aber noch mehr. Wir wollen uns zunächst erinnern, daß gewisse äußere Schaumerkmale ja als Brunstmerkmale aufs engste in ihrer Ausbildung mit der Tätigkeit der Geschlechtsdrüsen verbunden sind. Sie gewinnen damit eine weitergreifende Wirkung, zeigen sie doch nicht nur die Gegenwart des anderen Geschlechts an, sondern zugleich seine Geschlechtsbereitschaft, seine Fähigkeit und seinen Willen zur geschlechtlichen Vereinigung. Und diese letztere Wirksamkeit kann so sehr in den Vordergrund treten, daß jene andere der Geschlechtserkennung völlig verdrängt wird, das heißt, daß die sich betätigenden Merkmale in beiden Geschlechtern in gleicher Form und Stärke auftreten, damit zwar die Rolle als unterscheidende Kennzeichen der Geschlechter aufgebend, dafür aber nun die eingetretene Geschlechtsbereitschaft beider Geschlechter bekundend (Haubensteißfuß, Kormoran, Alken, vergl. S. 440)*). Einseitig ist diese Demonstrierung der Geschlechtsbereitschaft überall da, wo die Männchen in mannigfachen Schaustellungen sich vor ihren Weibchen brüsten, in denen sie äußere Eigenschaften als wahrhaften sexuellen Schmuck entfalten. Es schließt selbstverständlich diese sich demonstrierende Geschlechtsbereitschaft unbedingt eine Geschlechtserregung in sich ein, sie ist sicherlich zunächst durchaus einseitig nur beim Männchen entwickelt, teilt sich aber schließlich von ihm aus dann auch dem Weibchen mit. Es wirkt somit die Schaustellung in ihren letzten Wirkungen wiederum geschlechtserregend, und damit haben wir für die Schaumerkmale die gleiche Stufenfolge der Wirkungen gewonnen wie für die sexuellen Riechstoffe und Locktöne. Daß eine geschlechtliche Erregung von dem werbenden Männchen auf das Weibchen übergeht, dafür spricht schon, daß in der Regel das Liebesspiel des ersteren mit der Paarung seinen Abschluß findet, daß dann, wenn das Weibchen sich spröder erweist, diese Bewerbungen hartnäckig fortgesetzt und so lange wiederholt werden, bis es schließlich doch zur Annahme des Männchens geneigt, das heißt, genügend stark geschlechtlich erregt ist. Der Vorgang ist nicht selten der direkten Beobachtung zugänglich. So beispielsweise bei den oben ausführlicher besprochenen Springspinnen, wo die Weibchen beim Beginn des männlichen Bewerbungsspieles vielmals einfach weglaufen, dann aber schließlich aufmerksam werden, zaudern und endlich mit allen Anzeichen gesteigerten Interesses zum wirklichen Zuschauer werden[65]. Die Tanzschwärme der Ephemeriden und Dipteren locken direkt die Weibchen herbei, die an die Schwärme heranfliegen und dann alsbald ihren Paarungsgenossen finden. Am aktivsten sind dabei vielleicht die Weibchen von Empis und Hilara, die von dem Ballon oder Schleier des Männchens angezogen auf dieses zueilen, sich auf seinen Rücken setzen und in dieser Haltung die Kopula an sich vollziehen lassen (Fig. 442). Bei Fischen, so besonders bei Makro-

*) Was übrigens nicht hindert, daß daneben auch noch besondere sexuelle Unterscheidungsmerkmale auftreten. Wie es beispielsweise bei der Lunda cirrata der Fall ist, deren Männchen neben den beiden Geschlechtern gemeinsamen akzessorischen Schnabelstücken zur Brunstzeit noch ein Schläfenbüschel zerschlissener strohgelber Federn zur Ausbildung bringen, das den Weibchen durchaus abgeht[61].

poden, hat man[61] beobachten können, wie das zunächst durchaus passiv im Wasser dahintreibende Weibchen durch die fortgesetzten Liebeswerbungen des Männchens aufgerüttelt wird und schließlich gar an dem Spiel selbst teilnimmt, also zweifellos in einen erhöhten Erregungszustand gelangt ist. Und nirgends sind solche Erscheinungen wohl zahlreicher und leichter zu beobachten als bei den Vögeln, wo das Männchen in unermüdlichem Liebeswerben sich häufig förmlich erschöpfen muß, bis in dem Weibchen ein so hoher Grad der Sinnlichkeit erregt ist, daß es dem Drängen des Männchens sich ergibt[66].

Außer allem Zweifel muß es also stehen, daß auffallende Farben und Formen unter Vermittelung des Gesichtssinnes in gleichem Maße innerhalb des Geschlechtslebens anziehend und erregend wirken können wie Töne und Riechstoffe. Es ist ein ganzer Komplex von Sinneseindrücken, der bei der sexuellen Erregung wirksam ist, unter Umständen gleichzeitig wirksam sein kann und dann zu einer gewissen Rivalität der Sinne führt. Derartiges hat beispielsweise das Experiment für spinnerartige Schmetterlinge erwiesen[67]. Da spielt bei Callosamia promethea der Gesichtssinn der Weibchen beim Erkennen der Männchen gar keine Rolle. Es unterscheiden sich die Männchen dieses Spinners durch ihre schwarze Flügelfarbe von dem rötlichbraunen Weibchen, und wenn man nun experimentell die Flügelfarbe des Männchens ändert, so hat das gar keinen Einfluß auf die Geneigtheit des Weibchens zur Kopula. Ob die Flügel des Männchens durch solche des Weibchens ersetzt, ob sie mit roter oder grüner Farbe bestrichen, ob sie völlig entschuppt oder schließlich ganz abgeschnitten wurden, alle diese Eingriffe hatten kaum irgendwelche Verzögerungen im Vollzuge der Begattung zur Folge. Ganz ähnlich war der Ablauf des Experiments bei einem zweiten Spinner, bei der Lymantria dispar, dem Schwammspinner. Nur männliche Falter mit abgeschnittenen Flügeln erfuhren hier in einem höheren Prozentsatz eine Abweisung durch die Weibchen, und daß hier unmittelbar der Gesichtssinn mitsprach, das geht daraus hervor, daß die verstümmelten Männchen sofort wieder genau ebenso wie normale behandelt wurden, wenn die Augen der Weibchen mit Lack überstrichen wurden und so eine Betätigung ihres Gesichtssinnes ausgeschaltet war. Was offenbar bei diesen Spinnern in allererster Linie die Annäherung der Geschlechter vermittelt, das ist der Geruchssinn (vergl. oben S. 397). Und aus dieser dominierenden Rolle des Geruchssinnes erklärt es sich wohl auch, wenn man gar nicht so selten die buntgefärbten Geschlechter der Schmetterlinge in stark mitgenommenem Gewande zur Paarung schreiten sieht[68]. Es gilt das vor allem für die langlebigen Tagfalter, für unsere überwinternden Zitronenfalter und Vanessen, für manche tropische Falter. Überall da wird eben als rivalisierender Sinn der Geruchssinn wirksamer sein, die Betätigung der Schaumerkmale zurückdrängen.

Eines freilich hat die Wirksamkeit der Schaumerkmale überall zur unbedingten Voraussetzung, daß sie nämlich wirklich gesehen werden können. Daß schon Sehorganen verhältnismäßig niederer Organisationsstufe ein Bewegungssehen und ein Gegenstandssehen möglich ist, darf wohl unbedenklich angenommen werden, erst recht wird dieser Grad der Leistungsfähigkeit überall

vorausgesetzt werden dürfen, wo die hoch differenzierten Augentypen der Gliedertiere und der Wirbeltiere in Tätigkeit treten. Schaumerkmale der äußeren Form, deren Zurschaustellung werden also überall der Sinnesperzeption zugänglich sein. Viel weniger einfach liegt das Problem der Farbenwahrnehmung. Da dürfen wir wohl ohne weiteres annehmen, daß so primitive Sehorgane, wie sie Medusen oder Echinodermen aufweisen, daß solche kaum befähigt sind, ein bestimmtes Farbenbild ihrem Träger zu vermitteln, wir müssen also wohl alle die sexuellen Färbungsverschiedenheiten, die wir oben für jene Tiergruppen festgestellt haben, von vornherein aus dem Wirksamkeitsbereich sexueller Erkennungsmerkmale ausschalten. Aber wie steht es mit dem Vermögen der Farbenwahrnehmung bei den höheren Augentypen der Gliedertiere und der Wirbeltiere? In schroffem Gegensatz stehen sich da die Ergebnisse der physiologischen Forschung gegenüber. Da wird neuerdings[69] in radikalster Weise allen wirbellosen Tieren, also auch den Insekten, sowie unter den Wirbeltieren den Fischen jeglicher Farbensinn völlig abgesprochen. Diese Behauptungen stützen sich auf die Beobachtung, daß die genannten Tiere sich in ihrem Helligkeitssinn genau so verhalten wie farbenblinde Menschen, insofern für sie die gelbgrünen bis grünen Streifen des Spektrums den größten Helligkeitswert besitzen, während dieser Wert für den normalsichtigen farbensehenden Menschen im Gelb liegt. Entspricht nun gleicher Helligkeitssinn gleichem Farbensinn, so sind alle Wesen, für die Gelbgrün die stärkste Helligkeitsintensität besitzt, farbenblind. Das ist natürlich ein reiner Analogieschluß, überzeugende Beweiskraft kommt ihm in keiner Weise zu, zumal wenn ihm die gewaltige Fülle biologischen Tatsachenmaterials entgegensteht, wie sie nicht nur unser Thema hier, sondern vor allem zahllose Anpassungserscheinungen bieten. Dazu stehen uns nicht gerade wenige Beobachtungen aus älterer, neuerer und neuester Zeit[70] zur Verfügung, die ganz im Gegenteil auf das energischste und überzeugendste zugunsten eines Farbensinnes der genannten Tiere, vor allem der Insekten und Fische, eintreten. Die höheren Wirbeltiere sollen dann übrigens wohl unbestritten einen Farbensinn gleich dem des farbensehenden Menschen besitzen, nur für die Vögel (Huhn, Taube) wäre eine gewisse Einschränkung dadurch gegeben, daß sie infolge der den Zapfen ihrer Retina vorgelagerten roten und gelben Ölkugeln für Blaugrün, Blau und Violett weniger oder gar nicht empfindlich wären[71]. Doch läßt sich das nicht ohne weiteres für alle Vögel verallgemeinern, Nachtvögel wie die Eulen zeigen im Gegenteil eine sehr hohe Empfindlichkeit für die Wahrnehmung blauen Lichtes[72], und selbst für Hühnervögel wird neuerdings[73] ein mangelnder Farbensinn für Blau durchaus wieder bestritten.

Sicher zur Unmöglichkeit wird ein Farbensehen bei Dunkelheit. Wenn beispielsweise Fische nur in dunkler Nacht dem Laichgeschäft obliegen, die Männchen aber auch dann unter dem Einfluß der sexuell aufs höchste gesteigerten Erregung ein farbenprächtiges Hochzeitskleid anlegen, so ist es ganz offenbar, daß dann diesem Hochzeitskleid jeglicher Wert als Geschlechtserkennungsmerkmal oder gar als sexuelles Erregungsmerkmal abgesprochen werden muß. Das Männchen der Amia calva, eines Ganoidfisches, zeigt als Hochzeitskleid

neben lebhaft grüner Gesamtfärbung einen samtschwarzen, leuchtend orangegelb umsäumten Schwanzfleck, das Laichen findet aber fast stets zur Nachtzeit statt, wo diese schmückende Auszeichnung ohne jede Wirkung sein muß[74]. Oder nehmen wir das Beispiel unseres Flußbarsches, bei ihm kann das prächtige Farbenkleid der Männchen keinerlei Bedeutung für die wechselseitigen Beziehungen der Geschlechter gewinnen, da auch hier der Laichvorgang sich normalerweise in völliger Dunkelheit während der Nacht abspielt[75]. Immerhin aber muß betont werden, daß solche Fälle mehr eine Ausnahme bilden, die meisten durch ein Hochzeitskleid der Männchen ausgezeichneten Knochenfische pflegen im seichten Wasser am hellen Tage zu laichen[76].

Nur eine Möglichkeit gibt es, durch welche Organismen auch im Dunkeln unter Vermittelung ihrer Sehorgane miteinander in Verbindung treten können, und diese Möglichkeit bieten Leuchtstoffe und Leuchtorgane. Auch die Sexualität bedient sich ihrer. In einer schon recht zweckentsprechenden Form bei einem marinen Ringelwurm der Küsten der Bermudainseln, bei Odontosyllis enopla[77]. Zur Entleerung der Geschlechtsprodukte steigen da an einigen Tagen des Juli und August die Würmer in großen Massen an die Oberfläche des Meeres empor, und zwar stets mit Anbruch der Dunkelheit. Die Weibchen erscheinen zuerst, sie ziehen Kreise auf der Wasseroberfläche und erstrahlen dabei in einem kontinuierlichen matten phosphoreszierenden Licht, das wahrscheinlich einem von flaschenförmigen Drüsenzellen der Epidermis abgeschiedenen Leuchtstoff seinen Ursprung verdankt. Etwas später kommen die Männchen nach, sie leuchten gleichfalls, aber in intermittierendem Blinken. Geradewegs steuern sie auf die Leuchtkreise der Weibchen los, wobei ihre großen Augen ihnen die Orientierung erleichtern. Erlischt vorübergehend das Leuchten der Weibchen, so werden sie unsicher in ihrem vorwärtsstrebenden Aufstieg, sie nehmen aber sofort ihren geraden Weg wieder auf, wenn ihnen das führende Licht der Weibchen von neuem leuchtet. Haben die Geschlechter sich dann endlich erreicht, so rotieren sie unter verstärktem Leuchten in Kreisen umeinander und stoßen dabei Sperma und Eizellen aus. Nach kurzer Zeit ist die vollständige Abgabe der Geschlechtsprodukte erfolgt, das Leuchten hört auf und die Würmer sinken wieder in die Tiefe. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß für das Zusammenfinden der Geschlechter das Leuchten ihrer Körper eine ausschlaggebende Rolle spielt. Selbst eine gewisse Erregungswirkung muß ihm zugeteilt werden, da die Stärke des Leuchtens der Geschlechter von der wechselseitigen Wahrnehmung ihres an sich etwas differenten Lichtes in hohem Maße beeinflußt wird.

Geschlechtserkennungsmerkmale typischster Form geben aber dann die Leuchtorgane der Leuchtkäfer ab[78]. Solche sind vereinzelt vertreten unter den Elateriden in dem Pyrophorus noctilucus des tropischen Amerikas, finden sich in einer ganzen Reihe von Gattungen innerhalb der Familie der Malacodermiden (Lampyris, Luciola, Phosphaenus, Photinus, Phengodes). Die Leuchtorgane sind zunächst bei diesen nächtlich regsamen Insekten kaum etwas anderes als Arterkennungsmerkmale, so beispielsweise bei dem brasilianischen Pyrophorus noctilucus, wo die paarigen Organe des Prothorax wie das unpaare des ersten

Abdominalsegmentes in beiden Geschlechtern nur wenig voneinander in der Größe verschieden sind. Das gleiche gilt schon nicht mehr in demselben Maße für den ebenfalls brasilianischen Photinus marginellatus, wo die beim Männchen die ganze Bauchseite des fünften und sechsten Abdominalsegmentes einnehmenden Leuchtplatten beim Weibchen viel kleinere und schmälere Leuchtflecke darstellen und so bereits an Stelle des Artmerkmales ein Geschlechtsmerkmal getreten ist. Und in noch höherem Maße ist dies der Fall bei der westafrikanischen Luciola africana, wo die morphologische Divergenz der Geschlechter insofern bedeutend gesteigert ist, als jetzt die Leuchtorgane beim Männchen die Ventralseite des letzten und vorletzten Abdominalsegmentes einnehmen, sie beim Weibchen dagegen am drittletzten Segment gelegen sind (Fig. 443). Alle diese Leuchtkäfer sind in beiden Geschlechtern geflügelt, es wird also die Annäherung, das Sichfinden der Geschlechter von beider, im wesentlichen gleichen Aktivität abhängig sein.

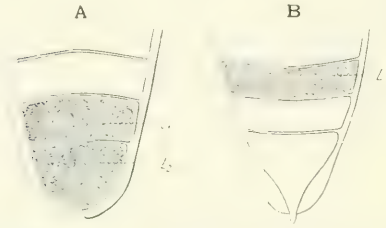


Fig. 443. Hinteres Abdominalende von Luciola africana, von der Ventralseite: A des Männchens, B des Weibchens. (Nach Geipel[78].) l Leuchtorgane.

Ein ganz neues Moment tritt aber dann hinzu, angedeutet schon bei Luciola italica, voll durchgeführt bei der Gattung Lampyris. Da sind bei Luciola die Flügel des Weibchens gegenüber denen des Männchens bedeutend verkürzt, da sind bei Lampyris die Männchen allein geflügelt, die Weibchen dagegen nur mit ganz rudimentären Flügeln versehen, da fällt ersteren jetzt wieder allein die Aufgabe des Suchens zu, da müssen letztere den Männchen den Weg weisen. Und das geschieht eben hier durch Leuchtorgane, welche jetzt im weiblichen Geschlecht stärker entwickelt sind als im männlichen. Bei Lampyris splendidula (Fig. 444) trägt das Männchen je eine Leuchtplatte auf der Ventralseite des vorletzten und drittletzten Segmentes, beim Weibchen liegt eine solche nur am vorletzten Abdominalsegment, dazu treten aber mehrere kleinere Leuchtorgane auf den vorhergehenden Segmenten, dazu umsäumt ferner je eine Reihe knollenförmiger Organe die Seitenteile des Abdomens. Noch stärker ist die Divergenz bei Lampyris noctiluca. Da finden sich beim Männchen nur zwei kleine ovale Leuchtorgane auf dem letzten Abdominalsegment, wogegen beim Weibchen (Fig. 445) fünftes und sechstes Abdominalsegment auf der Bauch-

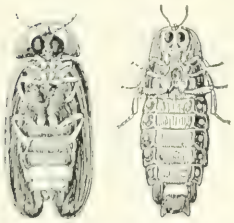


Fig. 444. Lampyris splendidula von der Bauchseite: A das Männchen, B das Weibchen. (Nach Floericke[78] aus Mangold[78].)

seite fast ganz von solchen bedeckt sind, einzelne Leuchtflecke aber auch noch auf dem vierten und siebenten Segment ausgebildet sind. Höchsten Grad morphologischer Rückbildung erreichen die Weibchen der Phengodinen, sie sind tatsächlich kaum noch von gleichmäßig gegliederten Larven zu unterscheiden, sind aber dafür in geradezu erstaunlich reichem Maße mit Leuchtorganen ausgestattet (Fig. 446). Da trägt zunächst der Hinterrand fast sämtlicher Segmente ein bandförmiges Leuchtorgan, da finden sich solche von rundlichem Umriß paarweise in den gleichen Segmenten an deren Seitenteilen, andere auf der Unterseite. Das ganze Geschöpf erstrahlt in einem schön bläulichweißen Licht. Aus alledem geht klar hervor, daß eine ganz unmittelbare Beziehung besteht zwischen Organisationshöhe der Weibchen und Ausbildungsgrad ihrer Leuchtorgane. Je unbehilflicher die Weibchen sind, je mehr sie an den Ort gefesselt sind, um so vollkommener sind die Leuchtorgane, mit denen sie ihre Männchen anzulocken vermögen. Und je höher andererseits die Anforderungen sind, welche an diese Männchen im Aufsuchen der Weibchen gestellt werden, um so höher sind deren Sinnesorgane ausgebildet, wie es besonders bei den Männchen der Phengodinen mit ihren hoch entwickelten Facettenaugen, ihren gefiederten Fühlern zum Ausdruck kommt.

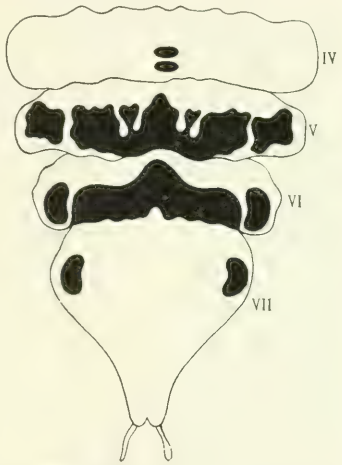


Fig. 445. Hinteres Abdominalende des Weibchens von Lampyris noctiluca, von der Ventralseite mit den (schwarzgehaltenen) Leuchtorganen. (Nach Bongardt.) IV—VII Abdominalsegmente.

Der histologische Aufbau der Leuchtorgane ist überall im wesentlichen der gleiche. Ihre Elemente entstammen dem Fettkörper, bilden eine innere kreidigweiß erscheinende, von Körnchen und Kristallen harnsaurer Salze erfüllte Reflektorschicht und eine äußere, mit Nervenfasern und Tracheenendästchen außerordentlich reich versorgte Leuchtzellenschicht. Die Erzeugung des Leuchtstoffes erfolgt im Inneren der Leuchtzellen, ebenda findet auch seine Zersetzung unter Leuchterscheinungen statt, wobei dann zweifellos dem durch die Tracheen zugeführten Sauerstoff eine wichtige Rolle zukommt. Neuerdings hat man vermutet, daß die eigentlichen Erzeuger des Lichtes nicht die Leuchtzellen selbst wären, sondern symbiotisch im Inneren derselben lebende photogene Mikroorganismen von bakterienartiger Stäbchenform. Die äußere Chitinbedeckung des Körpers ist natürlich über den Leuchtorganen glashell und durchsichtig geworden, nur bei den Männchen von Lampyris noctiluca, wo ja die Leuchtorgane an sich schon sehr zurückgetreten sind, legt sich über sie eine pigmentierte Chitinschicht.

Über die Betätigung dieser Leuchtorgane sind wir aufs beste unterrichtet durch Beobachtungen an unseren Lampyris-Arten. Es übt das von den Weibchen ausgestrahlte Licht zweifellos eine unmittelbare Anziehung auf die Männchen aus, zu künstlich in einem Glas gefangen gehaltenen Weibchen findet sich bei eingetretener Dunkelheit alsbald eine Gesellschaft von Männchen ein. Dabei bemüht sich das Weibchen nach Möglichkeit, seine in grünlichgelbem Schimmer erstrahlenden Leuchtorgane den Blicken vorüberfliegender Männchen auszusetzen. Am auffallendsten geschieht das von Lampyris noctiluca, wo ja die Leuchtorgane auf der Unterseite des Körpers gelegen sind, wo kein Flug die Möglichkeit bietet, sie frei in der Luft den Blicken auszusetzen, und wo daher die Weibchen auf erhöhte Gegenstände klettern und hier mit erhobenem Hinterleib sich nach rechts und links wendend förmlich Lichtsignale nach allen Seiten hin aussenden, oder wo diese Weibchen sich mit emporgestrecktem Hinterleib direkt auf den Rücken legen, derart die Männchen anlockend und erwartend. Aber auch die männlichen Leuchtorgane sind nicht bedeutungslos. Kommt ein Männchen in die Nähe eines Weibchens, so reagiert das letztere auf diese Annäherung durch verstärktes Leuchten und erhöht so die eigene Anziehungskraft, es kann zu einem förmlichen Austausch von Lichtsignalen kommen. Der Unterschied des Lichtes beider Geschlechter beruht, abgesehen von der Intensität, vor allem in dem Rhythmus des stärkeren und schwächeren Aufleuchtens, beim Männchen ist es ein mehr intermittierender Lichtstrahl, beim Weibchen ein mehr kontinuierliches Leuchten. Wie ja auch das Licht tropischer Leuchtkäfer, etwa der Luciola africana, durch einen regelmäßigen Wechsel im Aufleuchten und Verlöschen ein sehr bestimmtes, als Erkennungsmerkmal besonders auszeichnendes Gepräge erhält.

Fig. 446. Weibchen von Phengodes laticollis. (Nach Atkinson[78].)

Leuchtorgane können endlich zu Geschlechtserkennungsmerkmalen werden in dem ureigensten Lebensbezirk der Dunkelheit, in der Tiefsee. Wenn da der Körper vieler Tiefseefische von Leuchtorganen förmlich übersät ist, wenn dadurch bestimmte, für die betreffende Art konstante Zeichnungen und Muster der mannigfachsten Form entstehen, so liegt es nahe, in der Gesamtheit dieser, häufig sogar in verschiedenen Farben erstrahlenden Leuchtflecke Arterkennungsmerkmale zu erblicken[79]. Und zeigt sich dann ein Dimorphismus der Geschlechter, so ist der Schluß auf ein Geschlechtserkennungsmerkmal gegeben. Das ist etwa der Fall bei dem Genus Myctophum aus der Familie der Scopeliden, wo vor dem Schwanz eine präkaudale, aus einem mächtigen Drüsenkörper, einem Reflektor und einem Pigmentmantel zusammengesetzte Leuchtplatte gelegen ist, dieselbe aber beim Männchen (Fig. 447 A) dorsal, beim Weibchen (Fig. 447 B) ventral sich findet, dazu bei ersterem sehr viel stärker entwickelt ist. Über die

Betätigung dieses Organs wissen wir freilich gar nichts, daß es aber in einem bestimmten Zusammenhang mit der Geschlechtsbetätigung steht, dafür spricht außer dem geschlechtlich dimorphen Verhalten sein mit der Geschlechtsreife eng verknüpftes Auftreten. Jungen Fischen, an denen alle übrigen Leuchtorgane bereits wohl ausgebildet sind, fehlt die präkaudale Leuchtplatte durchaus.

Noch ein letztes Problem muß am Schlusse dieses Kapitels ausführlicher behandelt werden. Es ist eigentlich eine überraschende Erscheinung, daß zur Ausbildung sexueller Schaumerkmale von allen Körperteilen die eigentlichen Sexualorgane, vor allem die äußeren Begattungsorgane am wenigsten in Anspruch genommen werden, obwohl doch gerade sie am ehesten dazu berufen sein sollten, sexuelle Wünsche und Erregungen durch ihre offensichtliche Darbietung zu

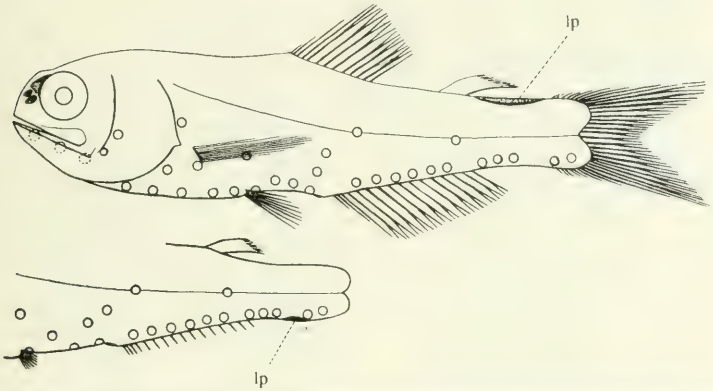


Fig. 447. Myctophum laternatum, ein Tiefseefisch aus der Familie der Scopeliden: A Männchen, B hintere Rumpfhälfte des Weibchens. (Nach Brauer[79].) lp präkaudale Leuchtplatte.

übermitteln. Es gibt nur eine einzige Tiergruppe, in welcher die Sexualorgane selbst tatsächlich eine derartige Rolle spielen, das sind die Säugetiere. Bei ihnen dokumentiert sich zunächst äußerlich die Männlichkeit in allererster Linie durch den Hodensack, das Scrotum, eine im Bereiche der hinteren Bauchregion gelegene bruchsackartige Vorstülpung der äußeren Haut, in welche die männlichen Gonaden eingelagert sind (Fig. 448A). Ein solches Scrotum weist in seiner Zusammensetzung alle Teile der äußeren Bauchwand auf (Fig. 448B). Zu äußerst die eigentliche Körperhaut; daran nach innen sich anschließend die sog. Fleischhaut oder Tunica dartos, eine muskulös-elastische Schicht, welche dem Unterhautgewebe entspricht und in der Mediane des ganzen Hodensackes sich zu einer mittleren Scheidewand, dem Septum scroti, erhebt; es folgt als dritte Schicht eine Muskellage als Derivat der Bauchmuskulatur, bezeichnet als Hodenmuskel oder Cremaster; und endlich eine innerste, die neben Bestandteilen einer Faszie vor allem das gleichfalls vorgestülpte Bauchfell enthält, die Tunica vaginalis

communis. Cremaster- und Bauchfellschicht bilden zusammen die Cremastersäcke und in diesen, die paarweise, je einer zu beiden Seiten des Septums, entwickelt sind, liegen endlich die Hoden und die Samenstränge, die ihrerseits nochmals von einer besonderen peritonealen Hülle, der Tunica vaginalis propria, umschlossen sind[80].

Alle diese Teile werden in ihrer morphologischen Bedeutung erst völlig verständlich durch die Entwicklungsgeschichte[81]. Auf jungen Embryonalstadien liegen die männlichen Keimdrüsen bei den Säugetieren ganz ebenso wie bei den übrigen Wirbeltieren tief in der Bauchhöhle an der dorsalen Wand des Bauchfells oder Peritoneums. Ein besonderer Aufhängeapparat macht sich

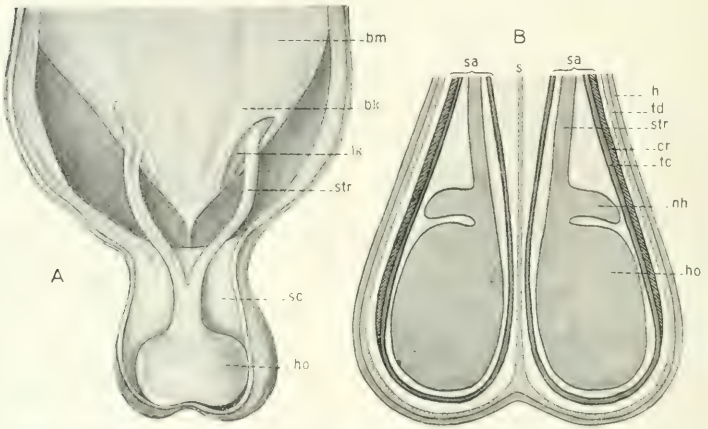


Fig. 448. Morphologie des Scrotums der Säugetiere: A eröffnete hintere Bauchregion und Scrotum eines Beuteltieres (Dasyurus); B senkrechter Schnitt durch das Scrotum des Pferdes. (A nach Katz[81], B etwas verändert nach Ellenberger und Baum[80].) bk Beutelknochen, bm Bauchmuskulatur, cr Cremaster, h äußere Haut des Scrotums, ho Hoden, lk Leistenkanal, nh Nebenhoden, s Septum, sa Cremastersack, sc geöffnetes Scrotum, str Samenstrang, tc Tunica vaginalis communis, td Tunica dartos.

frühzeitig an ihnen bemerkbar, unmittelbar hervorgehend aus Differenzierungen dieses Peritoneums, und zwar im besonderen aus den Aufhängebändern der embryonalen Urniere. Es bildet sich zunächst ein den Hoden mit dem Nebenhoden, einem Urnierenderivat, verbindendes Band heraus, das Mesorchium, dazu ein Aufhängeband des Nebenhodens, die Mesepididymis, das frühere Urnierenligament, und aus den verdickten Rändern dieser Bandapparate gehen besondere, aus Bindegewebe und glatten Muskelfasern bestehende Stränge hervor, von denen der eine als Ligamentum testis Hoden und Samenleiter miteinander verbindet, ein zweiter dann aber, über den Samenleiter hinaus sich fortsetzend, als Leistenband (Ligamentum inguinale) peripher bis zur Bauchwand zieht (Fig. 449). An der Berührungsstelle mit der Bauchwand kann nun das Verhalten des Leisten-

bandes ein zweifaches sein. Einmal kann es sich mit der Bauchwand verbinden unter Vermittelung eines sog. Conus inguinalis, eines mit den Bauchmuskeln, insbesondere mit Transversus und Obliquus internus, in innigster Verbindung stehenden muskulösen Bezirkes (Fig. 449A) so liegen die Verhältnisse bei den Insektenfressern, Nagetieren, Fledermäusen, einzelnen Affen —, oder aber, und dieser Typus findet sich bei Beuteltieren, Huftieren, Raubtieren und der Mehrzahl der Primaten, es fehlt der Conus inguinalis und das Leistenband verbindet sich direkt mit der muskulösen Bauchwand (Fig. 449B). Die Stelle der Bauchwand, an der das Leistenband ansetzt, stülpt sich nun nach außen vor,

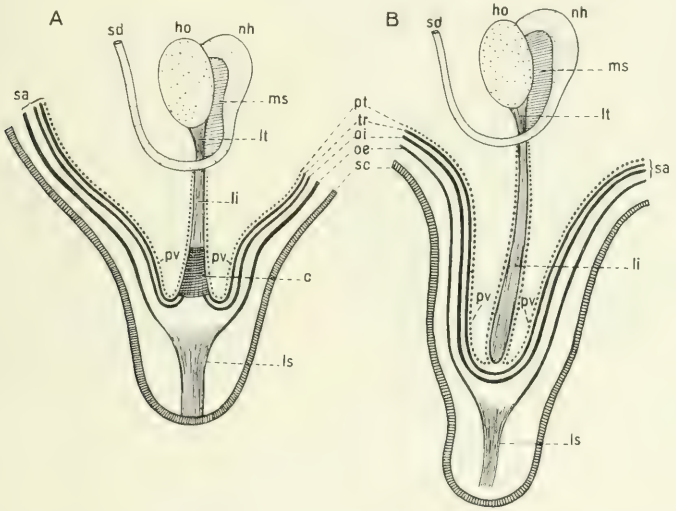


Fig. 449. Zwei Schemata zur Veranschaulichung der beim Descensus testiculorum in Betracht kommenden Gebilde: A mit Conus inguinalis, B ohne einen solchen. (Etwas verändert nach Weber, 1904[81].) c Conus inguinalis, ho Hoden, li Ligamentum inguinale, ls Ligamentum scroti, lt Ligamentum testis, ms Mesorchium, nh Nebenhoden, oe Musculus obliquus externus, oi Musc. obliquus internus, pv Processus vaginalis, pt Peritoneum, sa Wand des Cremastersackes, sc äußere Scrotalhaut, sd Samenleiter, tr Musculus transversus.

wobei dann, wenn ein Conus inguinalis vorhanden ist, dieser Conus sich mit nach außen umstülpt und so zur direkten Verlängerung der Aussackung beiträgt. Es beteiligt sich an der Vorstülpung neben den vorhin genannten Bauchmuskeln naturgemäß zugleich das Peritoneum, welches Leistenband wie Innenfläche der Bauchmuskeln gleichmäßig überzieht und im Bereich der Aussackung als Processus vaginalis peritonei bezeichnet wird (Fig. 449). Wird diese Aussackung nun stärker und stärker, so geht schließlich aus ihr das hervor, was wir oben am fertigen Scrotum als Cremastersack kennen gelernt haben, bestehend aus einer inneren peritonealen Hülle, der Tunica vaginalis communis, und aus einer peri-

pheren Muskelhülle, dem Cremastermuskel, der vielfach seine ursprüngliche Sackform verliert, bandförmig wird und dann nur einseitig entwickelt erscheint. Nach außen umschließt die gesamte Anlage des Cremastersackes der Obliquus externus oder besser dessen Aponeurose, die sich schließlich auf eine lockere bindegewebige Umhüllung, die Fascia Cooperi, reduziert, dadurch aber eine besondere Bedeutung erlangt, daß sie durch einen besonderen Strang, durch das Ligamentum scroti, die Verbindung mit dem letzten Bestandteil dieser komplizierten Bildungen herstellt, mit dem eigentlichen äußeren Scrotum (Fig. 449). Dieser letztere äußerste Teil des Hodensackes verdankt zweifellos primär seine Entstehung durchaus einer Vorwölbung der äußeren Haut, wie sie die aus der Leibeshöhle nach außen drängenden Hoden hervorbringen müssen, es kann dieser Teil aber dann später, bei genügend starker Fixierung aller dieser Zustände,

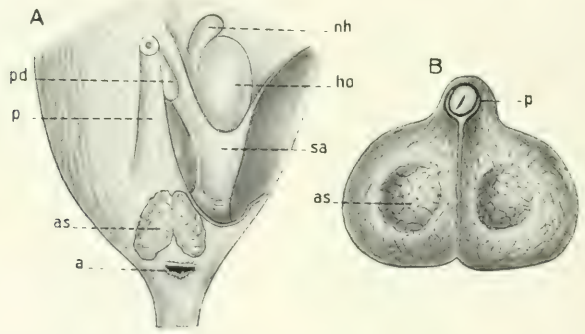


Fig. 450. Anlagen des Hodensackes in Form von Scrotalfeldern: A bei einer erwachsenen männlichen Ratte in der Ventralansicht der links eröffneten hinteren Bauchhälfte, B Scrotalfelder eines jugendlichen Gorilla. (Nach Klaatsch, 1890[81].) a After, as Area scroti, ho Hoden, nh Nebenhoden, p Penis, pd Präputialdrüse, sa nach vorn hin eröffneter Cremastersack.

in einer dem Vorgang der Hodenverlagerung vorauseilenden Anlage schon früh in die Erscheinung treten als ein Paar niederer, von lockerem Bindegewebe erfüllter Hautwülste, als besondere, durch ihre Struktur (spärliche Behaarung, starke Warzen- und Drüsenbildung, Pigmentreichtum, hohe Entwicklung glatter Muskularis) gekennzeichnete Hautstellen, als sog. Areae scroti, wie sie besonders bei einzelnen Halbaffen, bei zahlreichen Affen der neuen Welt, Gheim orilla (Fig. 450 B) und beim Menschen sich finden. Diese Scrotalfelder sind es dann auch, an welchen sich die oben erwähnten Ligamenta scroti festheften.

Die Stelle, an welcher der Cremastersack sich aus der muskulösen Bauchwand heraus nach außen vorbuchtet, erscheint äußerlich als eine ringförmige Durchbrechung dieser Bauchwand, als sog. Leistenkanal (Fig. 448A). Durch ihn hindurch steht der Cremastersack zunächst in weiter Kommunikation mit der Bauchhöhle und bleibt es auch bei vielen Formen, wogegen er bei anderen,

wie wir gleich noch hören werden, sich von der Bauchhöhle völlig abschnürt. Die Verlagerung selbst erfolgt derart, daß zunächst der Cremastersack in die Scrotalanlage eintritt und daß dann der Hoden mit seinem gesamten Bandapparat nachfolgt, durch den Leistenring hindurchtritt und sich völlig in den Cremastersack unter beträchtlicher Verkürzung oder völliger Rückbildung des Leistenbandes einschiebt. In der Figur 451 ist dieser Vorgang in zwei aufeinanderfolgenden Stadien vom Menschen dargestellt, wie er sich zwischen dem sechsten und achten Monat des Embryonallebens abspielt.

Diese Verlagerung der Hoden, dieser Descensus testiculorum nach der wissenschaftlichen Bezeichnung, findet sich nun keineswegs bei allen Säugetieren in gleicher Ausbildung vor. Zunächst gibt es eine kleine Anzahl Säugetiere primitiver Organisationsstufe, bei welchen die Hoden zeitlebens ihre ursprüngliche Lage im Inneren der Bauchhöhle in unmittelbarer Nachbarschaft der Nieren beibehalten. Das sind die Monotremen, also Schnabeltier und Ameisenigel, weiter unter den Insektenfressern die Centetinen, die Macroscelididen und die Chrysochloriden, unter den Edentaten die Faultiere und Ameisenbären, das sind endlich die Klippschliefer (Hyrax), die Elefanten und die Sirenen. Sie alle besitzen eine echte sog. Testikondie, bei der nicht nur ein Scrotum, sondern auch ein Inguinalkanal und ein Leistenband völlig fehlen (vergl. Fig. 240A, S. 249). Bei einer zweiten Gruppe - zu ihr gehören die meisten Insektenfresser, die Fledermäuse und die Nagetiere — kommt es dann zur Ausbildung von Cremastersäcken mit all dem Zubehör, das wir oben kennen gelernt haben, die Lage der Hoden zu denselben ist aber eine wechselnde. Da können die Hoden trotz Gegenwart der Cremastersäcke ihre Lage zum mindesten zeitweise in der Bauchhöhle beibehalten, wie es beim Igel, bei Nagetieren zu beobachten ist (Fig. 450A), es können die Hoden aber auch in die Cremastersäcke eintreten, wobei beide Körperhälften häufig sogar sich verschieden verhalten (Fig. 452). Die von den Hoden erfüllten Cremastersäcke vermögen dann bereits äußerlich die Haut als Hodensäcke vorzubuchten, zumal dann, wenn besondere Scrotalfelder als Differenzierungen der äußeren Haut diese Stellen der Vorbuchtung dauernd kennzeichnen (Fig. 450A). Und in einer dritten Gruppe endlich ist die Einlagerung der Hoden in die Cremastersäcke eine ständige, prägt sich überall nach außen hin deutlich ein Scrotum aus. Immerhin sind aber auch da noch Abstufungen vorhanden, die geschaffen werden durch eine allmähliche Verengerung der Verbindungsstelle des Cremastersackes mit der Bauch-

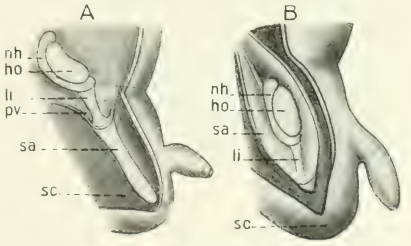


Fig. 451. Zwei Stadien aus dem Descensus testiculorum des Menschen: A im Alter von etwa sechs, B von etwa acht Monaten. (Nach Soulié.) ho Hoden, li Ligamentum inguinale, nh Nebenhoden, pv Processus vaginalis, sa Cremastersack (in B geöffnet), sc Scrotum.

höhle. Da ist beispielsweise der Processus vaginalis (vergl. Fig. 449) noch weit offen bei perissodaktylen Huftieren wie Pferd und Esel, weshalb hier die Hoden noch leicht in die Bauchhöhle zurücktreten können (Kryptorchismus), er ist sehr verengt bei artiodaktylen Huftieren wie etwa dem Stier, bei Raubtieren wie dem Hunde, bei Halbaffen, bei vielen Beuteltieren, er kann völlig sich verschließen gegen die Bauchhöhle unter Obliteration seines Verbindungsganges bei gewissen Beuteltieren wie Didelphys, bei Primaten wie dem Löwenäffchen, dem Gorilla und endlich dem Menschen. Auf einer Rückbildung des Zustandes dieser dritten Gruppe beruht es, wenn bei den Walen jede Andeutung eines äußeren Scrotums fehlt und die Hoden wiederum im Inneren der Bauchhöhle gelegen sind, ein Verhalten, das unschwer auf die bei hochgradiger Anpassung an das Wasserleben notwendige Umgestaltung des Körpers dieser Säugetiere zurückgeführt werden kann.

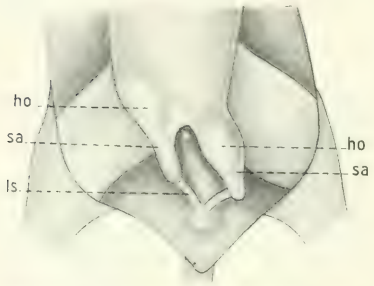


Fig. 452. Durch Eröffnung der Bauchhaut freigelegte Cremastersäcke einer erwachsenen männlichen Ratte, links mit eingelagertem Hoden, rechts mit einem in der Bauchhöhle befindlichen Hoden. (Nach Sobotta.) ho Hoden, ls Ligamentum scroti, sa Cremastersäcke.

Hinsichtlich der Lagerung des Scrotums zu dem Begattungsglied wäre zu beachten, daß ursprünglich bei der anfänglichen Lage des Penis am ventralen Rand der Kloakenöffnung die Cremastersäcke vor dem Penis gelegen sein müssen. Es weist bei den Beuteltieren infolge der hier beibehaltenen primitiven Anordnung der männlichen Begattungsorgane das Scrotum auch tatsächlich diese präpeniale Lage auf (vergl. Fig. 240B, S. 249), es wird die Lage des Scrotums dagegen bei den höheren Säugetieren infolge der Verschiebung ihres Begattungsgliedes nach vorn zu einer postpenialen (vergl. Fig. 240C).

Was hat nun primär zu dieser merkwürdigen Verlagerung der männlichen Geschlechtsdrüsen Veranlassung gegeben? Bisher ist eigentlich nur ein einziger, in seiner Fassung im einzelnen schwankender Erklärungsversuch gewagt worden[82] und dieser geht eigenartigerweise aus vom weiblichen Geschlecht. Druck der periodisch anschwellenden Mammardrüsen soll in der Inguinalgegend die darunter gelegene muskulöse Bauchwand zur Bildung eines primitiven Conus inguinalis eingestülpt haben. Dieser Conus trat in Verbindung mit der Wand des trächtigen Uterus, es entwickelte sich an der Berührungsstelle ein Bandapparat, das Ligamentum inguinale, im weiblichen Geschlecht als Ligamentum uteri rotundum bekannt. Dieser ganze Apparat wurde dann ebenso wie die Mammardrüsen auf das männliche Geschlecht übertragen, Conus inguinalis und Ligamentum inguinale traten mit Hoden und Samenleiter in Verbindung. Zugleich übertrug sich die Tendenz einer periodischen Ein- und Ausstülpung der Bauchwand, und das alles führte schließlich in Zusammenhang mit einer hochgradigen Exkursions-

fähigkeit der Hoden, unter Hinzutritt sekundärer mechanischer Momente zu den Erscheinungen, die wir heute am Descensus testiculorum beobachten.

Das alles ist rein hypothetisch, befriedigt in seiner Ausdeutung nur wenig und steht zum Teil sogar in direktem Gegensatz zu tatsächlichen Befunden, insofern beispielsweise bei trächtigen Meerschweinchen und Kaninchen keine Spur eines Leistenbandes vorhanden ist, trotz voller Ausbildung desselben im männlichen Geschlecht[83]. Versuchen wir daher zum Ausgangspunkt die männliche Geschlechtsdrüse selbst zu nehmen. Da wissen wir von Vögeln[84], daß deren männliche Gonaden einem außerordentlichen jahreszeitlichen Wechsel ihres Umfanges unterworfen sind, daß etwa der Hoden eines Sperlings, der im Winter noch nicht einen Millimeter Durchmesser aufweist, im April zu einer Länge von zwölf und einer Breite von acht Millimetern heranwächst, was ungefähr dem tausendfachen Volumen des ruhenden winterlichen Hodens entspricht, daß der Hoden eines Enterichs im Mai die im Verhältnis zur Größe des ganzen Tieres geradezu ungeheure Länge von acht Zentimetern und die Breite von vier Zentimetern erreichen kann. Eine solche, und zwar recht beträchtliche Volumzunahme der Hoden zur Brunstzeit ist nun als ein zweifellos von Sauropsiden-artigen Vorfahren her ererbter Zustand auch bei niederen Säugetieren festzustellen, wir haben bei einer früheren Gelegenheit (S. 353) Einzelheiten darüber von Insektenfressern und Fledermäusen bereits erfahren. Dazu kommt nun weiter bei den Säugetieren eine sehr große Beweglichkeit der Geschlechtsdrüsen, ermöglicht durch den besonderen, oben in seinen hauptsächlichen Zügen charakterisierten Bau des Aufhängeapparates, der im wesentlichen aus dem ursprünglichen Urnierenligament sich herausdifferenziert hat. Dieses letztere ist durchaus eine selbständige Bildung der Klasse der Säugetiere, es fehlt den Sauropsiden, kommt dagegen auch den Säugetieren schon zu, welche noch keinen Descensus, noch kein Leistenband aufweisen[85]. Und drittens endlich erscheinen die Hoden bei den Säugetieren sehr weit nach hinten verlagert, sie liegen hier kaudal von den Nieren, auch bei den testikonden Säugern, während sie bei den Reptilien stets kranialwärts von den Nieren sich finden. Man hat das in Zusammenhang mit einer Beckendrehung gebracht, durch welche das Darmbein der Säugetiere aus der ventral-kranialen Richtung, wie sie bei Reptilien anzutreffen ist, in eine ventral-kaudale umgewendet wurde[86].

Aus alledem kann man nun leicht die Vorstellung folgender Geschehnisse gewinnen. Die Volumzunahme der in der hinteren Bauchregion gelegenen beweglichen Hoden drängte diese zur Brunstzeit gegen die Bauchwand vor, brachte sie in unmittelbare Berührung mit derselben. Dadurch ward dem Bandapparat, der Hoden und Samenleiter in ihrer Lage hielt, Gelegenheit geboten, in Beziehung zu dieser Bauchwand zu treten, sich mit ihr unter Ausbildung des Leistenbandes zu verbinden, damit die Berührungsstelle zwischen Hoden und Bauchwand zu fixieren und deren bruchsackartige Vorwölbung einzuleiten[87]. Die Entwicklung des Einzelindividuums ermöglicht es uns nicht, diesen Vorgang in seinen einzelnen Phasen festzulegen, wir können ihn indessen einigermaßen verfolgen in den Zuständen, welche uns die niedere Säugetierordnung der Insektenfresser bei ihren

einzelnen Vertretern zeigt[88]. Da haben wir zunächst Formen, welche nicht einmal die Andeutung eines Descensus zeigen, bei denen die Hoden durch Peritonealfalten hinter den Nieren an der dorsalen Bauchhöhlenwand befestigt sind, so bei Chrysochloris, Macroscelides, Centetes. Bei Typen, welche der letzten Form verwandt sind, finden wir aber dann eine Reihe von Vorstufen, die einen Descensus vorbereiten. Bei Oryzoryctes und Microgale zunächst hat eine Verschiebung der Hoden so weit von den Nieren hinweg stattgefunden, daß sie zu beiden Seiten der Harnblase, aber noch völlig intraabdominal liegen, bei Potamogale erreichen sie die ventrale Bauchwand. Im besonderen während der Brunstzeit drängen hier die anschwellenden Hoden direkt in die Bauchwand hinein, sie kommen vorübergehend in eine seichte Tasche zu liegen, welche von dem Musculus obliquus internus sowie dem Transversus gebildet wird und sich durch eine Spalte des Musculus obliquus externus nach außen vordrängt. Ein Leistenband ist noch nicht entwickelt, die Hoden liegen ganz frei in diesem primitiven Cremastersack, dessen Anfänge wir hier ganz deutlich vor uns sehen. Die Weiterbildung dieser Zustände bieten uns die Maulwürfe, wo mit der Wand eines gleichfalls noch seichten Cremastersackes die Hoden durch ein Leistenband verbunden sind. In voller Ausgestaltung treffen wir dann Cremastersäcke und Leistenbänder bei den Spitzmäusen an, und um die Reihe ganz vollständig zu machen, kennen wir endlich auch einen Insektenfresser in der Gattung Tupaja, bei dem die lang ausgewachsenen Cremastersäcke die behaarte äußere Haut weit nach außen vorwölben unter Bildung eines mächtigen beutelförmigen Scrotums.

Andeutungen der ursprünglichen Vorgänge, wie sie beim Zustandekommen des Descensus sich abspielten, sind uns fernerhin an den Säugetieren erhalten, bei denen ein periodischer Wechsel von intra- und extraabdominaler Hodenlagerung stattfindet[89]. Neben einigen Insektenfressern (Igel) und den Fledermäusen sind es besonders die Nagetiere, welche uns in ausgeprägtestem Maße diese Erscheinungen einer periodischen Wanderung der Hoden erkennen lassen. Jeweils zur Zeit der Brunst rücken die angeschwollenen Hoden in die hier stets vorhandenen Cremastersäcke ein und treten nach der Brunst wieder in die Bauchhöhle zurück. Die Cremastersäcke selbst sind gleichfalls ein- und ausstülpbar, sie bleiben in der Regel in weiter Verbindung mit der Bauchhöhle, so daß dem Durchgang der Hoden keinerlei Schwierigkeiten entgegenstehen. Und auf dem Höhepunkt des Vordrängens von Hoden und Cremastersäcken kann sich dann auch hier die äußere Haut als Scrotum vorbuchten, dessen Bildung somit ganz unmittelbar durch die Verlagerung der Hoden verursacht wird, im übrigen aber vielfach auch in der Zwischenzeit durch das Auftreten besonderer Scrotalfelder angedeutet sein kann (Fig. 450A). Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Fledermäusen, wo es ebenfalls zur Ausbildung eines temporären Scrotums mit ein- und austretenden Hoden kommen kann, es ist ferner bemerkenswert, daß die Fähigkeit der Hodenverschiebung selbst noch bei so hoch entwickelten Formen wie den Primaten sich wenigstens im Jugendstadium erhalten kann. Bei jungen männlichen Affen ist zeitweilig die Öffnung des Cremastersackes in die Bauchhöhle noch so weit, daß der Hoden in die Bauchhöhle zurückzutreten vermag. Die

Bewegungen der Hoden erfolgen im wesentlichen durch die Tätigkeit der Cremastermuskeln, man kann deren peristaltische Bewegungen am freigelegten Cremastersack der Nagetiere direkt beobachten. Es ist daher auch verständlich, daß dieser Cremastermuskel mit zunehmender Fixierung eines äußeren Scrotums und äußerer Hodenverlagerung infolge Wegfalls seiner Funktion eine sich steigernde Rückbildung erfahren muß. Aber erhalten ist der Muskel selbst noch beim Menschen, wo seine Betätigung die herabhängenden Hoden an den Körper heranzuziehen und dem Damm zu nähern vermag[90].

Im allgemeinen ist die Gestalt des Scrotums bei den Formen mit wechselnder Hodenlagerung noch sehr wenig ausgeprägt, über einfache Vorbuchtungen der Haut geht das Ganze kaum hinaus. Auf einer solchen Ausbildungsstufe kann das Scrotum auch noch bei Säugetieren bestehen bleiben, deren Hoden schon einen fixierten Descensus aufweisen, so beispielsweise bei den Schuppentieren (Manis) und beim Tapir[91]. Wogegen das Scrotum den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht bei den Beuteltieren, den Raubtieren, den Huftieren und den Primaten. Auch da freilich keineswegs in gleichmäßiger Ausbildung bei der Gesamtheit der Ordnungsgenossen. Unter den Beuteltieren tritt ein Scrotum völlig zurück bei Notoryctes, es erreicht geradezu monströsen Umfang bei Tarsipes rostratus, dazwischen liegen alle möglichen Zwischenstufen. Bei den Raubtieren ist das Scrotum bald sitzend, bald gestielt, es ist auf kugelige Vortreibungen reduziert bei den Katzen, es tritt äußerlich gar nicht mehr hervor bei den meisten Robben, hier zweifellos zurückgebildet in Zusammenhang mit der Anpassung an die aquatile Lebensweise. Unter den Huftieren finden sich die Formen, bei welchen ein lang herabhängendes gestieltes Scrotum wohl das Maximum seiner Ausbildung erreicht (Schafe, Ziegen, Rinder), es kann auch hier auf einfache wulstförmige Vorwölbungen der äußeren Haut sich beschränken, wie bei Kamelen und Schweinen. Wohl entwickelt ist ein Scrotum zumeist auch bei den Primaten, abnorm große Dimensionen kann es annehmen bei Microcebus, einem Halbaffen[92], einer gewissen Rückbildung ist es unterworfen bei altweltlichen Affen, hier wohl in Verbindung mit der Gewöhnung an die Sitzstellung, die ein lang herabhängendes Scrotum in die Gefahr der Einklemmung zwischen Boden und Sitzfläche brachte[93]. Selbst beim Menschen finden sich gewisse Unterschiede zwischen den einzelnen Rassen. Am auffallendsten ist da wohl der Gegensatz, in welchem die Buschmänner zu den übrigen Rassen stehen[94]. Bei ihnen erscheint das Scrotum straff angezogen, so daß die Hoden förmlich zu beiden Seiten des männlichen Begattungsgliedes sitzen (Fig. 453) und nicht in einem losen Hautsack herabhängen. Es stellt dies wohl eine Art primitiven Zustandes dar, bei zwölfjährigen Knaben waren die Hoden überhaupt noch nicht aus dem Körper ausgetreten.

Was bedeutet nun biologisch die Ausbildung eines solchen Scrotums? Was hat diese so weitgehende Verlagerung der Geschlechtsdrüsen veranlaßt, was hat sie ihren gesicherten Platz in der Bauchhöhle definitiv aufgeben lassen und sie den zweifellos bestehenden Gefahren einer derart exponierten Lage sich aussetzen lassen? Die unerläßlichen Vorbedingungen zur Ausbildung eines

Scrotums sind gegeben in den Erscheinungen des Descensus, diese selbst werden verständlich aus der Verbindung, welche die zur Brunstzeit anschwellenden beweglichen Geschlechtsdrüsen unter Vermittelung eines besonderen Bandapparates mit der ventralen Bauchwand eingehen. Wenn aber dann einmal die vergrößerten Geschlechtsdrüsen zur Brunstzeit sich soweit vordrängten, daß sie äußerlich sichtbare Vorwölbungen der Bauchhaut hervorriefen, nun dann mußten diese Zeichen reifer Sexualität in stärkerer Weise als irgend etwas anderes dem Weibchen die geschlechtsbereite vollwertige Männlichkeit des andersartigen Geschlechtsgenossen vor Augen führen. Und damit gewann die Verlagerung der Hoden an die Außenfläche des Körpers eine biologische Bedeutung, dieselbe mußte um so bedeutsamer werden, je mehr sich diese Verlagerung äußerlich ausprägte, je mehr sie zur Ausbildung eines sexuellen Schaumerkmales führte. Mehr als irgendein sonstiger sexueller Körperanhang mußte doch ein solcher, der in sich die Wesensbestandteile der gesamten Männlichkeit seines Trägers barg, eben diese Männlichkeit zu demonstrieren imstande sein. Ein Höhepunkt dieser Wirkung wäre dann gegeben, wenn mit auffälliger Form auffallende Farbe oder sonstiger auffallender Zierrat sich verbände. Auch das ist in einigen Fällen verwirklicht, bei altweltlichen Affen[95]. Vertreter der Gattung Cercopithecus weisen ein intensiv leuchtendes blaues oder grünes Scrotum auf, das zudem bei Cercopithecus pygerythrus noch von einem weißen Haarfeld begrenzt wird. Beim Mandrillmännchen erscheint das Scrotum nebst dessen Umgebung lebhaft rot, dazu greift die lebhafte Färbung der Genitalregion mit roten, lilafarbenen und blauen Tönen über auf Gesäßschwielen und Ansatzstellen der Oberschenkel. Und ganz andersartig wieder ist das Scrotum eines Gibbons ausgezeichnet, es trägt bei Siamanga syndactylus einen förmlichen Bart langer Haare, der nicht selten bis zu den Knien herabreicht. Alles in allem würde also das Scrotum der Säugetiere in seiner ausgebildeten augenfälligen Form den äußeren männlichen

Fig. 453. Kalahari-Buschmann mit hoch sitzendem Scrotum. (Nach Seiner, 1912[94].)

Schaumerkmalen zuzurechnen sein. Wie nicht wenige dieser Merkmale besitzt es die Eigenschaft unter bestimmten Verhältnissen ins Hypertrophische auszuarten. Im besonderen hat hier die Haustierzucht des Menschen eine wahrhaft extravagante Ausbildung des Scrotums bei der Mehrzahl der Haussäugetiere

Fig. 454. Extreme Scrotalbildungen bei Haussäugetieren. (Nach Aufnahmen aus dem Haustiergarten des Landwirtschaftlichen Instituts zu Halle.)

hervorgerufen, man vergleiche nur daraufhin mit dem Wildeber die zahmen Eber vieler Schweinerassen, mit den Wildformen der Schafe und Rinder ihre zahmen Verwandten (Fig. 454).

Die Auffälligkeit der äußeren Genitalregion der Säugetiere wird weiter noch verstärkt durch das Verhalten des Begattungsgliedes selbst. Ursprünglich

lag es ja, wie im neunten Kapitel ausführlich erörtert wurde, versteckt innerhalb des Kloakenraumes. Auch wenn es mit dem Wegfall des letzteren frei wird, bildet es zunächst noch einen nur wenig sichtbaren Bestandteil des Körpers, beginnt dann aber mehr und mehr auch im Zustand der Ruhelage sich plastisch vom Körper abzuheben, indem es, umhüllt von einem mehr oder weniger stark hervortretenden Hautwulst, sich nach vorn auf die Bauchseite umschlägt und schließlich gar frei an dieser Bauchseite herabhängt (vergl. S. 249ff.). Im letzteren Falle ist die Augenfälligkeit ja wohl am größten, sie kann wiederum verstärkt werden durch eine lebhaftere Färbung, wie wir es von neuem gerade bei altweltlichen Affen in einer sich grell abhebenden roten Penisfärbung beobachten können. Und besondere kennzeichnende Merkmale finden sich schließlich auch an bauchwärts dem Körper anliegenden Begattungsgliedern, man denke nur an die langen Haarbüschel, welche die Präputialöffnung des Penis der Rinder und vor allem vieler Cerviden umstellen. Solchen mag noch mancherlei andere Bedeutung, wie etwa eines Schutzes vor eindringenden Fremdkörpern, zukommen, zweifellos tragen sie aber nicht zum wenigsten zur Erhöhung der Augenfälligkeit der äußeren Genitalsphäre bei.

Fig. 455. Penistracht der Dumuru-Heiden, Bewohner des nördlichen Kameruns. (Nach einer Photographie von Moisel aus dem Besitze des Grassi-Museums zu Leipzig.)

Der Berechtigung dieser soeben vorgetragenen Auffassung von der biologischen Bedeutung der äußeren Genitalsphäre bei den Säugetieren vermag ein ganz anderes Wissensgebiet aus seinem Tatsachenkomplex eine nicht geringe

Stütze zu verleihen, nämlich die Ethnographie. Primitive völlig nackt gehende Naturvölker der Tropen weisen in einer überraschenden Häufigkeit und Vielseitigkeit die Gewohnheit auf, das männliche Begattungsglied mit hervorstechenden Zierraten auszustatten. Die Sitte ist sehr weit verbreitet, man begegnet ihr in Südamerika, in Afrika wie in Australien einschließlich seiner Nachbarinseln. Einige charakteristische Beispiele mögen das für unser Thema Bedeutungsvollste dartun.

Am wenigsten auffallend sind noch die bei einigen Naturvölkern Zentralbrasiliens[96] gebräuchlichen, aus Palmstrohgeflecht hergestellten Penisstulpe, welche über die vom Präputium bedeckte Eichel hinweggezogen werden; sie werden aber sehr viel auffallender schon dann, wenn bei einigen Stämmen, bei den Yuruna und bei den Bororo, bei festlichen Gelegenheiten in diese Stulpe lange, mit roten Mustern bemalte Strohfahnen eingeschoben werden.

In Afrika ist die Benutzung besonderer Peniszierrate seit langem bekannt von Kaffernstämmen, die über ihre Eichel das sogenannte n'utsche ziehen, bestehend

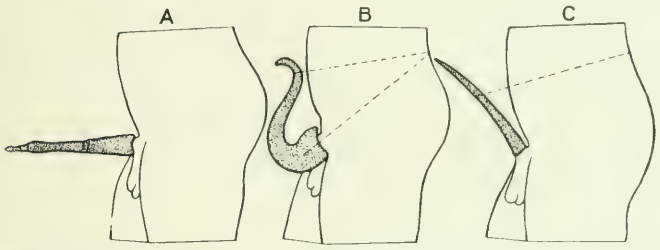


Fig. 456. Verschiedene Penistrachten aus dem Inneren von Neu-Guinea: A geflochtenes Penisfutteral, B und C Penskapseln aus Kürbisfrüchten. (Nach Schultze Jena[99].)

aus einem ledernen Futteral der Eichel und einer daran herabhängenden Verzierung in Form einer langen dünnen Metallröhre und eines noch längeren, mit Glasperlen geschmückten Riemens[97]. In neuerer Zeit sind ähnliche Gewohnheiten dann bei Bewohnern Nordkameruns und Nordtogos gefunden worden[98], wo sehr umfangreiche, aus Gras oder Palmblattstreifen geflochtene, in manchen Fällen durch rote oder blaue Färbung noch besonders geschmückte Futterale den größeren Teil des Penis aufnehmen und diesen Körperteil in sehr auffallender Weise aus seiner Umgebung herausheben (Fig. 455). Eine alte Sitte, die übrigens allmählich in Wegfall kommt unter dem Einfluß der benachbarten höher kultivierten Volksstämme.

In ihren auffallendsten Erscheinungen zeigen sich derartige Gebräuche auf Neu-Guinea und dessen Nachbarinseln[99]. Alle Formen des allgemeinen Körperschmuckes kommen hier zur Anwendung. Zunächst finden sich wiederum geflochtene Penisfutterale, die hier sehr lang sind und wagerecht vom Körper abstehend getragen werden (Fig. 456 A). Des weiteren werden verwendet Röhren

aus Holz, Bambuszylinder und vor allem ausgehöhlte Kürbisfrüchte der mannigfachsten Form (Fig. 456 B, C sowie Fig. 457). Durch eine besondere Öffnung wird der Penis in diese Kapseln hineingesteckt, Hüftschnüre müssen sie häufig in der gewünschten Lage an der Bauchwand halten. Und endlich dienen als Penisschmuck noch die Schalen von Meeresschnecken, deren Mündungsöffnungen in künstlicher Weise zur Aufnahme des Gliedes hergerichtet werden. Es sind besonders die Bewohner der Admiralitätsinseln und des Bismarck-Archipels, welche diese Form der Penistracht bevorzugen (Fig. 458).

Fig. 457. Penistracht (Flaschenkürbis) eines Bewohners von Neu-Guinea (Lawo). (Nach Neuhauss[99].)

Es können diese Verzierungen ganz anderer Art sein. Wiederum in bestimmten Gebieten Neu-Guineas wird der Genitalregion eine aus Pflanzenfasern geflochtene Schürze vorgebunden, die auf ihrer Vorderseite in offenbarer Nachahmung des Penis einen abstehenden Zapfen trägt[100]. Und die Eingeborenen Zentralaustraliens endlich flechten in ihr Schamhaar kleine, aus den Pelzhaaren von Beuteltieren verfertigte, fächerförmige Quasten ein, deren auffälliges Hervortreten zur Zeit der Festtänze durch Bestreichen mit weißem Ton oder Gips sehr bedeutend verstärkt wird. Es können an Stelle dieser Schamquasten auch glänzende Perlmutterschalenstückchen von Meeresschnecken oder Perlmuscheln benutzt werden[101].

Daß diese so mannigfachen Anhängsel des männlichen Genitale nichts mit einer Verhüllung dieser Teile aus einem Schamgefühl heraus zu tun haben, wird ziemlich einstimmig von allen neueren Forschungsreisenden festgestellt, wiederholt ist im Gegenteil sogar scharf von ihnen betont worden, daß es sich hier nur um ein bewußtes Hervorheben des männlichen Genitale handeln kann[102]. Das ist besonders einleuchtend dann, wenn lebhafte Farben und Ornamente die Penishülsen und Peniskapseln in ihrer Bedeutung als Schmuck noch auffallender hervortreten lassen, wenn gar die Wahl der Hülsenform den Zustand des erigierten Gliedes betont. Dazu kommt, daß bei festlichen Gelegenheiten diesen Anhängseln eine besondere Sorgfalt der Ausstattung gewidmet wird, und um ihre Bedeutung als sexuelle Schaumerkmale über allen Zweifel zu erheben, daß bei manchen Völkern, wie den Bewohnern Nordkameruns und Nordtogos, beim Tanze mit Weibern längere und auffallendere Penishülsen angelegt

werden als im Alltagsleben[103]. Nicht bestritten zu werden braucht dabei, daß daneben diesen Penishülsen noch die Bedeutung eines Schutzapparates des Gliedes hier und da zukommen kann[104], es mag das vor allem zutreffen für die verhältnismäßig unauffälligen Penisstulpe der südamerikanischen Indianer, aber in der Mehrzahl der Fälle tritt sicher diese Bedeutung gegenüber jener anderen völlig in den Hintergrund.

Eine eigentümliche Parallele zu diesen Sitten primitiver Naturvölker bietet in einer bestimmten Zeitepoche die Mode der hochstehenden Kulturvölker Europas[105]. Im fünfzehnten Jahrhundert begann man in Frankreich am männlichen dicht anliegenden Beinkleid eine eigenartige gesteifte Kapsel (braguette) in der Schamgegend an Stelle des einfachen schlitzförmigen Hosenlatzes anzubringen, eine Gewohnheit, die sich bald über die Grenzen Frankreichs hinaus verbreitete, im sechzehnten Jahrhundert in Frankreich, Spanien, England und Deutschland allgemein übliche Mode wurde, und erst dann allmählich wieder verschwand. Diese Schamkapseln waren vorzugsweise aus Stoff hergestellt, sie entfalteten sich in der Mode zu immer beträchtlicheren Dimensionen. Breite Bandstreifen, hervorstechende Farben dienten noch mehr dazu, die Aufmerksamkeit auf sie hinzulenken. Es steht außer jedem Zweifel, daß die Mode hier nichts anderes bezweckte als eben eine Schaustellung der Männlichkeit des Trägers dieser Schamkapseln, das bezeugen nicht zum geringsten die Äußerungen zeitgenössischer Sittenrichter. Nichtsdestoweniger erhielten sich diese Schamkapseln als ernsthafte Mode, man begegnet ihnen

Fig. 458. Penistracht (Schneckenschale) eines Mannes aus dem Bismarckarchipel. (Nach einer Photographie aus dem Besitze des Grassi-Museums zu Leipzig.)

überall auf den Darstellungen und Porträts jener Jahrhunderte, und bis zu welchem Realismus sie ihren Zwecken nachgingen, mag die nebenstehende

Fig. 459. Tracht eines deutschen Landsknechts aus dem 16. Jahrhundert. (Nach Hirth[106].)

zeitgenössische Abbildung der Tracht eines Landsknechts aus jener Zeit bezeugen (Fig. 459).

Alles das gilt für das männliche Geschlecht, wie steht es beim weiblichen? Nun, auch da tritt wohl vielfach bei den Säugetieren das äußere weibliche Geni-

tale stärker für den Blick hervor als bei irgendeiner anderen Tierklasse, es bildet eben hier in besonderer Ausprägung die sog. Vulva und ist als solche nicht selten von einer auffallender gefärbten Haarstelle umschlossen. Immerhin sind aber die Beziehungen zum Geschlechtsleben zunächst ziemlich allgemeiner Natur, sie werden von äußerst präziser Art dann, wenn die Umgebung des äußeren Genitale zur Brunstzeit eine Umgestaltung ins Auffällige erfährt. Es ist dies der Fall bei einigen Affenfamilien, bei den Pavianen und beim Schimpansen[107]. Bei den weiblichen Pavianen zeichnet sich das gesamte Gesäß einschließlich der Genitalregion zur Brunstzeit durch eine starke Schwellung aus, die häufig einen solchen Umfang annehmen kann, daß sich an dieser Stelle ein unförmlicher gelappter, geschwulstartiger Klumpen zeigt, dessen stramm gespannte, glänzende Haut eine hochrote durchscheinende Färbung aufweist (Fig. 460). Ganz ähnliches bieten die Schimpansenweibchen (Fig. 461) und ihre Geschlechtsbereitschaft, jetzt also die eines weiblichen Tieres, kann wohl

Fig. 460. Schwulstbildungen der Gesäß- und Genitalregion eines brünstigen weiblichen Pavians (Choiropithecus percarius). (Nach Friedenthal, I[107].)

Fig. 461. Brünstiges Schimpansenweibchen. (Nach Friedenthal, II[107].)

kaum drastischer äußerlich zum Ausdruck gebracht werden als in dieser Präsentation des Genitale selbst, die zudem in ganz eindeutigen Gebärden dem Beschauer vorgeführt wird.

Eine Form dieser Darbietung findet sich auch im menschlichen Geschlecht. Seit langem ist von den Frauen der Hottentotten und Buschmänner die eigentümliche Bildung bekannt, welche man als Hottentottenschürze zu bezeichnen pflegt[108]. Dieselbe verdankt einer exzessiven Entwicklung des Praeputium

clitoridis sowie der oberen Partien der kleinen Schamlippen ihre Entstehung und hängt aus der von den großen Schamlippen umschlossenen klaffenden Schamspalte als ein nach unten sich in zwei blattförmige Lappen spaltender Zapfen herab, den eigentlichen Eingang zur Vagina schürzenartig völlig überdeckend (Fig. 462). Es tritt diese Hottentottenschürze deutlich hervor erst mit beginnender Pubertät, doch sind ihre ersten Anlagen schon während der Kindheit nachweisbar, sie kann schließlich die außerordentliche Länge von zehn Zentimetern erreichen. Sie ist zweifellos eine angeborene Bildung, wenn auch ihre Entwicklung durch Zerren und Zupfen ihrer Teile begünstigt wird, ja vielleicht primär verursacht wurde. Auf jeden Fall sind solche Manipulationen gerade bei Volks-

Fig. 462. Voll entwickelte Hottentottenschürze, von vorn gesehen. (Nach Blanchard[108].)

stämmen des südlichen Afrika unter jungen Mädchen sehr gebräuchlich[109]. Und die Deutung dieser eigenartigen Bildung als eines sexuell erregend wirkenden Schaumerkmales findet ihre Bestätigung durch Sitten, wie sie etwa bei den Wajao und Makua aus dem südöstlichen Deutsch-Ostafrika in Übung sind, nämlich durch Zerren an den verlängerten kleinen Schamlippen auf die sexuelle Erregung des Mannes fördernd einzuwirken[110].

Und endlich steht dem weiblichen Geschlecht nacktgehender Naturvölker das gleiche Mittel zur Hervorhebung seiner Sexualität zur Verfügung wie dem Manne, nämlich die Auszeichnung durch Schmuck. Am drastischsten wirkt da wohl die Tattuierung, durch welche nach Entfernung der Schamhaare Mons veneris und die äußeren Schamteile mit farbigen Flächen und Mustern

überzogen und dadurch wahrlich plastisch genug aus der Körperoberfläche hervorgehoben werden[111] (Fig. 463). Aber auch andersartige Verzierungen, wie Gürtelband und Hüftschmuck in Form von Behängen, dürften wohl primär

Fig. 463. Scham-Tattuierung eines Weibes von den Pelau-Inseln. (Nach Miklucho-Maclay[111].)

einer Schaustellung der Schamgegend, nicht einer Verhüllung gedient haben, letztere trat wohl erst sekundär bei zunehmender Vergrößerung des Behanges in Verbindung mit der Ausbildung eines Schamgefühls als stärkeres Motiv in den Vordergrund[112].

18. Kapitel

Die sexuellen Waffen

Kämpfe der Männchen um die Weibchen. Spezifische Ausgestaltung sexueller Waffen bei Krebstieren und Insekten, im Gebiß der Säugetiere. Sporenbildungen der Hühnervögel, Flügelsporen. Sexuelle Waffen der Wiederkäuer. Ihre ursprünglichste Form als hauerartig vortretende Eckzähne, deren Ablösung durch die Gehörnbildungen. Hörner der Giraffen, des Okapi, des Sivatherium. Geweihbildungen der Hirsche, ihre Genese, äußere Gestaltung und ihre Entartung. Die Hörner der Cavicornier, ihre Genese, ihr morphologischer Aufbau und ihre Verwendung.

Wenn in Erfüllung des Kontrektationstriebes die männlichen Geschlechter, begabt mit einer stärkeren Aktivität, nach den Weibchen hinstreben und dieselben schließlich auf einem der mannigfachen Wege, die wir in den letzten Kapiteln ausführlich analysiert haben, auch finden, so trifft nicht allzu selten ein, daß mehrere und selbst zahlreiche Männchen sich an dem Aufenthaltsorte des gemeinsam erstrebten weiblichen Geschlechtsgenossen begegnen. Dann werden die Männchen um den Besitz des Weibchens kämpfen. Sie werden kämpfen entweder in der harmloseren Form, daß sie ihre männlichen Eigenschaften vor dem Weibchen in Bewerbungskünsten dartun und den Nebenbuhler auszustechen versuchen, darauf mußte schon in den letzten Kapiteln wiederholt eingegangen werden und davon wird im Schlußkapitel noch einmal ausführlicher zu sprechen sein; oder sie werden kämpfen im echten Sinne des Wortes unter Einsetzung der realen Kräfte ihres Körpers zur Verdrängung oder Vernichtung des Nebenbuhlers, davon soll in diesem Kapitel die Rede sein.

In den meisten Fällen handelt es sich um eine einfache Verdrängung des Gegners. Insektenmännchen drängen sich um ein willfähriges Weibchen, bis schließlich ihrer eines lange genug den Platz am Körper des Weibchens behaupten konnte, der es ihm ermöglicht, den Kopulationsakt einzugehen, worauf die übrigen das Nachsehen haben. Ernster wird die Sache schon dann, wenn den Bewerbern Waffenorgane zur Verfügung stehen, die zunächst im allgemeinen zwar allen möglichen anderen Zwecken, der Abwehr von Feinden, dem Angriff auf Beutetiere dienen mögen, nun aber auch gegen den Nebenbuhler verwendet werden. Dekapode Krebse gebrauchen ihre Scheren, Insektenmännchen ihre Mandibeln, die Männchen von Eidechsen und Säugetieren ihr Gebiß. Und das führt nun bald zu spezifischer Ausgestaltung, in einseitiger Betonung des Kampfes

der Geschlechter. Bei Krabbenmännchen sind die Scheren vielfach besonders mächtig entwickelt und das Beispiel der Winkerkrabbe, das uns in der gewaltigen Schere des Männchens dieser Art ein Schaumerkmal zeigte (vergl. S. 452), läßt eben diese gleiche Schere auch als eine Waffe im Kampf der Männchen untereinander erscheinen[1]. Kämpfende Männchen erfassen einander an diesen Scheren und suchen sie sich gegenseitig mit einem plötzlichen Ruck abzubrechen, wodurch der Gegner ja nicht nur an seinem Körper geschädigt, sondern auch seines eigentlichen Werbemittels beraubt wird. Bei den Männchen mancher Blattwespen, etwa von Cimbex[2], sind die Mandibeln auffallend stark verlängert und mit Chitinzähnchen besetzt, ähnliches ist bei Männchen solitärer Bienen, der Andrena-Arten beispielsweise[3], festzustellen, in beiden Fällen benutzen die Männchen die langen Mandibeln zum gegenseitigen Kneifen bei ihren Kämpfen um die Weibchen. Bei Säugetieren ist häufig das Gebiß der Männchen stärker entwickelt als das der

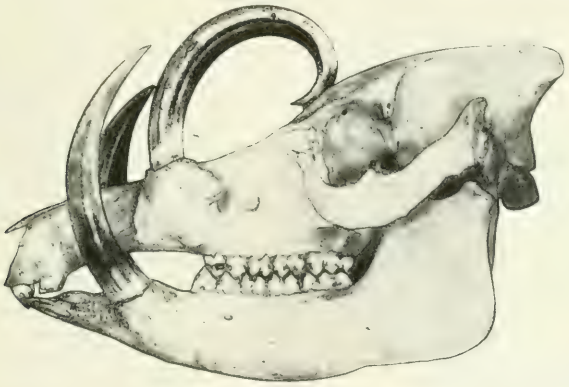


Fig. 464. Männlicher Schädel von Babirussa celebensis. (Nach Deninger[5].)

Weibchen. Das finden wir beispielsweise bei vielen polygamen Robben, vor allem bei den Ohrenrobben, wo die Männchen aufs heftigste um den Besitz der Weibchen kämpfen und gefährliche Wunden sich beibringen, das finden wir weiter bei altweltlichen Affen, wie etwa bei Pavianen, bei Orang und Gorilla, wo besonders die Eckzähne der Männchen sich durch unvergleichlich viel stärkere Entwicklung auszeichnen (Fig. 465 A). Das zeigt sich wohl im Extrem bei den Schweinen, wo bei Sus die Eckzähne des Ebers zu ständig nachwachsenden langkronigen (hypselodonten), nach außen und aufwärts gerichteten Hauern geworden sind, während sie bei den Weibchen einen viel schwächeren Ausbildungsgrad aufweisen und noch regelrechte Wurzeln besitzen. Die Entstehung dieser ständig wachsenden Hauer läßt sich paläontologisch genau verfolgen: bei dem miozänen Palaeochoerus sind im männlichen Geschlecht die oberen Eckzähne noch durchaus kurzkronig und beginnt sich die Langkronigkeit der unteren Eckzähne erst

anzubahnen, bei dem gleichfalls miozänen Hyotherium ist der letztere Prozeß abgeschlossen und bei dem rezenten Sus hat er sich dann endlich auch an den oberen Eckzähnen vollzogen[4]. Es erreicht dieser Prozeß sein äußerstes Maß bei dem Hirscheber (Babirussa) von Celebes (Fig. 464)[5]. Die oberen Eckzähne berühren sich nicht mehr mit den unteren, sie wachsen direkt aufwärts bei nach oben gekehrten Alveolen und durchbohren dabei die Oberlippen, die sonst nur zurückgeschlagen werden. Es entstehen so gewaltige, nach hinten gekrümmte Hauer, die häufig einen bis zur Berührung mit der Stirnfläche gelangenden Halbkreis beschreiben. Und kaum stehen diesen oberen Eckzähnen die unteren nach, auch ihr Wachstum ist bei verhältnismäßig geringer seitlicher Ausladung im wesentlichen nach oben gerichtet. Als Waffe haben freilich diese gewaltigen

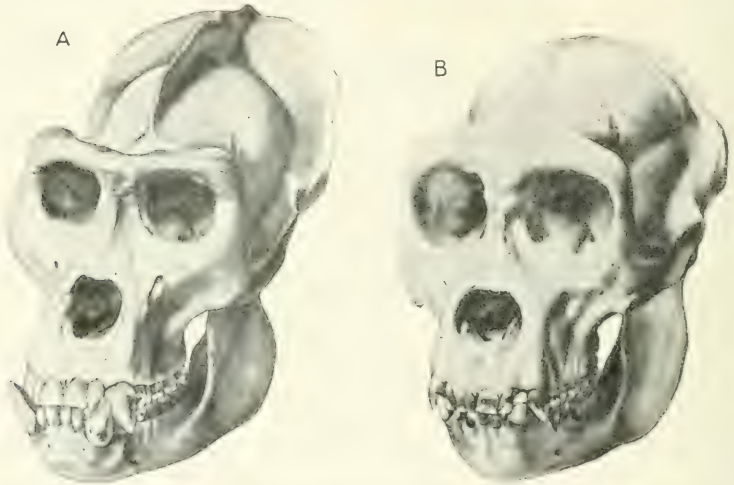


Fig. 465. Gorilla-Schädel: A eines alten Männchens, B eines alten Weibchens. (Nach Selenka[7].)

Hauer wohl keine allzugroße Bedeutung mehr, es sind entartete Organe, die über das Maß ihrer zweckentsprechendsten Ausbildung hinausgegangen sind bis zur Unbrauchbarkeit. Das muß namentlich für die oberen Eckzähne gelten, die auf ihren hypertrophischen Charakter noch dazu durch die beträchtliche Variationsbreite ihrer Ausbildungsform und ihrer Ausbildungshöhe, durch ihre häufig unsymmetrische Gestaltung deutlich hinweisen. Bei den Weibchen treten alle Eckzähne nur in rudimentärer Form auf.

Mit der Ausbildung eines stärkeren Gebisses sind am Schädel männlicher Säugetiere noch weitere auffallende Sonderbildungen verbunden. Das mächtige Gebiß erfordert zu seinem Gebrauch eine verstärkte Kaumuskulatur, im besonderen eine Verstärkung des Schläfenmuskels. Eine solche tritt allenthalben

in den genannten Fällen ein, sie hinterläßt ihre Spuren am Schädel in Form gewaltiger Knochenkämme, vor allem eines medianen Sagittalkammes und eines queren Okzipitalkammes, die als Ursprungsstellen jenes Muskels dienen. Die Männchen der oben genannten Ohrenrobben[6] sowie von Gorilla und Orang-Utan[7] zeigen derartige Bildungen in ihren extremsten Erscheinungen, an den Schädeln ihrer weiblichen Geschlechtsgenossen sind solche kaum oder nur in Andeutungen vorhanden (Fig. 465).

Handelte es sich bei der Schaffung sexueller Waffen in den bisher besprochenen Fällen nur um eine verstärkte Ausbildung bereits vorhandener Organe, die ohne eingreifende Änderung von Bau und Funktion ihren neuen Zwecken zu dienen vermochten, so können weiterhin sexuelle Waffen aber auch auf der Grundlage völliger Neubildungen erworben werden. Es ist bezeichnend, daß es ausschließlich polygame Tiere sind, deren Männchen zu solchen Erwerbungen geschritten sind. Im polygamen Verhältnis beanspruchen ja die einzelnen Männchen eine Mehrzahl von Weibchen für ihre sexuellen Bedürfnisse, es ist ohne weiteres verständlich, wie dann hier, bei notgedrungener Ausschaltung eines Teiles der Männchen von der Fortpflanzung, der Kampf um die Weibchenkomplexe in sehr viel heftigeren Formen ausgefochten werden muß. Zwei polygame Wirbeltiergruppen, die Hühnervögel und die Wiederkäuer, haben Einwirkungen dieser Art erfahren.

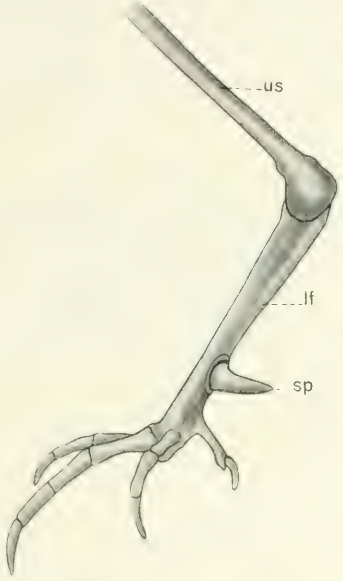


Fig. 466. Skelett der Hinterextremität eines Hahnes von Gallus bankiva. (Nach Meyer.) lf Laufbein, sp Sporn, us Unterschenkel.

Die typischen sexuellen Waffen der männlichen Hühnervögel sind die Sporen[8]. Dieselben sitzen als spitz zulaufende kegelförmige Gebilde der Hinterseite des Laufbeines an (Fig. 466) und bestehen aus einem äußeren Mantel verhärteter Hornsubstanz sowie einem inneren, dem metatarsalen Abschnitt des Laufbeins fest angefügten knöchernen Kern. Das Wachstum schreitet hauptsächlich von der Basis aus fort und führt bei den ausgewachsenen Hähnen zu sehr wirksamen Angriffswaffen. Doch kommen nicht allen Hühnervögeln diese Waffen zu, sie fehlen ganz den Tetraoniden und unter den echten Phasianiden einer Reihe von Gattungen wie Perdix, Coturnix, Numida, Ortyx und manchen anderen. In der Gattung Francolinus treten sie bei einzelnen Arten auf, bei anderen fehlen sie. Ganz allgemein sind Sporen vorhanden bei Pavo, Gallus, Phasianus,

Gennaeus, Lophura, Lophophorus, es können solche sogar in zwei und selbst in drei Paaren auftreten, wie bei Ithagenes und Polyplectron.

Auch die Vorderextremität der Vögel kann sporenartige Bildungen tragen. Solche sitzen dann den verschmolzenen Metacarpalien oder wohl auch den Carpalien auf, sind aber hier reine Verteidigungsorgane, die beiden Geschlechtern in gleicher Ausbildung zukommen, bei Merganetta, Plectropterus, Chauna, Palamedea, Parra, Hoplopterus[9]. Es dienen diese Flügelsporen dann eben beiden Geschlechtern zur Abwehr von Feinden, wobei natürlich ihre Verwendung von seiten der Männchen im Kampfe gegen Nebenbuhler nicht ausgeschlossen zu sein braucht. Nur bei dem ausgestorbenen Pezophaps solitarius von der Insel Rodriguez scheinen auch die Flügelsporen rein männliche Angriffswaffen gewesen zu sein. Man findet da am Radiusende sowie besonders am ersten Metacarpalknochen der Männchen walnußgroße Exostosen, die wahrscheinlich mit einem Hornüberzug versehen waren und bei den Weibchen völlig vermißt werden[10].

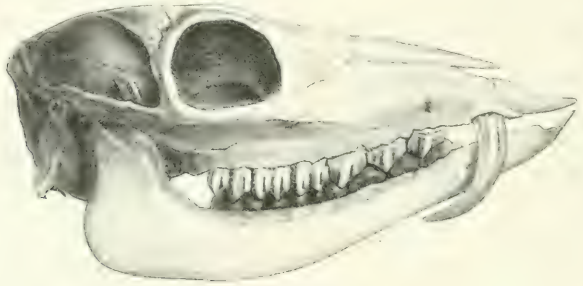


Fig. 467. Schädel eines männlichen Hyomoschus aquaticus. (Nach Milne Edwards[11].)

Unvergleichlich viel mächtiger ist aber dann die Entfaltung sexueller Waffen bei den wiederkäuenden Huftieren. Zunächst und ursprünglich standen ihnen die gleichen Waffen zur Verfügung, die wir schon von den Männchen anderer Säugetiergruppen kennen lernten, nämlich hauerartig entwickelte Eckzähne. Solche finden sich zunächst bei einem, wohl schon seit frühestem Tertiär selbständig gewordenen Seitenzweig der eigentlichen Wiederkäuer, bei den Traguloiden, und zwar bei deren rezenten wie ausgestorbenen Vertretern, bei Tragulus und Hyomoschus wie bei dem miozänen Dorcatherium[11]. Überall da ragen die Oberkiefereckzähne der Männchen hauerartig nach unten hin aus dem Maule hervor, sie erreichen wohl ihren höchsten Ausbildungsgrad bei dem ostafrikanischen Hyomoschus, wo sie zudem durch eine starke Krümmung nach hinten ausgezeichnet sind (Fig. 467). Wir begegnen hauerartigen Eckzähnen aber auch weiterhin noch in der Familie der Hirsche. So einmal ganz allgemein in der Unterfamilie der Moschustiere, wo wiederum bei den Männchen die in tiefe Alveolen eingesenkten Eckzähne der Oberkiefer hauerartig weit nach unten aus dem Maule

vorragen (Fig. 468) und in ihrer schneidenden und spitzen Hakenform sehr wirksame und gefährliche Waffen darstellen, mit denen sich die kämpfenden Männchen zur Brunstzeit tiefe Hautwunden beibringen[12]. Ja, selbst in der Unterfamilie der echten Hirsche, der Cervinen, lassen sich derartige uralte Organisationszüge

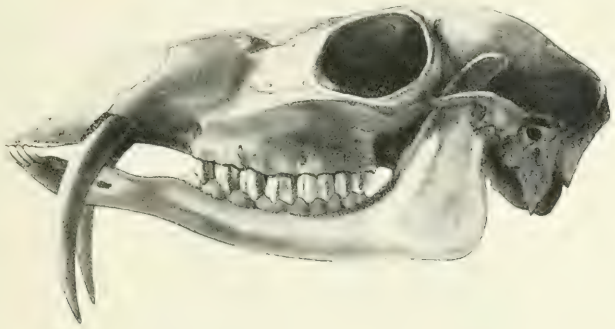


Fig. 468. Schädel eines männlichen Moschus moschiferus. (Nach Milne Edwards[11].)

noch nachweisen. Es zeigen solche Züge untermiozäne Vertreter der Hirsche wie Amphitragulus und Dremotherium, es zeigen sie lebende Formen wie der chinesische Hydrelaphus inermis, der ebenfalls chinesische Elaphodus sowie der indochinesische Cervulus, wo überall die hauerartig vorspringenden oberen Eckzähne

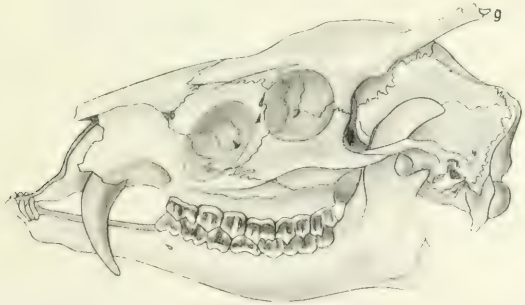


Fig. 469. Schädel eines männlichen Elaphodus ichangensis. (Nach Lydekker[11].) g Geweihansatz.

ein charakteristisches Kennzeichen der Männchen ausmachen. Bei Elaphodus und Cervulus tritt aber dann neben das alte Merkmal zugleich bereits die Waffe neueren Ursprungs, das der Stirnfläche aufsitzende Gehörn (Fig. 469)[13]. Letzteres gewinnt dann völlig die Oberhand, aber wenn beim Rehwild zuweilen (in etwa

einem Prozent aller Fälle) im Oberkiefer rudimentäre, häufig direkt hakig gekrümmte und daher als „Haken" ganz allgemein bezeichnete Eckzähne noch auftreten, so dürfte das wohl ein Rückschlag auf jene altertümlichen Zustände des Hirschstammes sein[15].

Elaphodus und Cervulus, die Typen der Muntjakhirsche, ließen uns soeben die eigentliche spezifische Waffe männlicher Huftiere in den Gehörnbildungen bereits erwähnen, wir werden zu deren Verständnis in eine etwas genauere morphologische Analyse uns einlassen müssen. Als Ausgangspunkt wählen wir am zweckmäßigsten die Hornbildungen der Giraffen Afrikas[16]. Da treten auf der

Fig. 470. Kopf eines alten fünfhörnigen Bullen von Giraffa camelopardalis aus der Umgebung des Mount Elgon. (Nach Thomas[16].)

Stirnfläche zunächst paarige, von der äußeren Haut überzogene stumpfe Fortsätze auf, die vornehmlich bei den Männchen, in schwächerer Ausbildung aber auch bei den Weibchen sich zeigen; da kommt dann hinzu ein drittes Horn auf dem Vorderkopf, das bei den südlicheren Formen nur eine flache beulenartige Erhebung darstellt, bei den Formen nördlich des Äquators aber zu einem mächtigen Fortsatz anschwillt; daran reiht sich endlich bei den Giraffen aus der Umgebung des Mount Elgon noch ein Paar besonderer Hinterhörner in der Scheitelregion, sie sind ausschließlicher Besitz männlicher Tiere (Fig. 470). Die Grundlage des Giraffenhorns bildet ein poröser Cutisknochen (Os cornu), der zunächst nur durch weiches Bindegewebe locker mit dem darunter liegenden Schädelknochen ver-

bunden ist, später aber auf der Grenze zwischen Stirn- und Scheitelbein mit diesen Schädelknochen, die sich ihm in flacher Hügelform unter Ausbildung mächtiger innerer Lufträume entgegenwölben, fest verwächst (Fig. 471). Die äußere Kopfhaut zieht unverändert über den knöchernen Fortsatz hinweg, nur an der Spitze erscheinen ihre Haare zu einem Büschel verlängert und ist die Haut daselbst zu einer verhärteten Schwiele umgebildet. Es findet sich dieser Aufbau bei dem mittleren Hörnerpaar wie bei dem unpaaren Vorderhorn, er ist an den hinteren Hörnern bis jetzt nicht der Untersuchung zugänglich gewesen.

Eine zweite Entwicklungsstufe dieses Giraffentypus bilden die Hörner des um die letztvergangene Jahrhundertwende im Inneren Zentralafrikas ent-

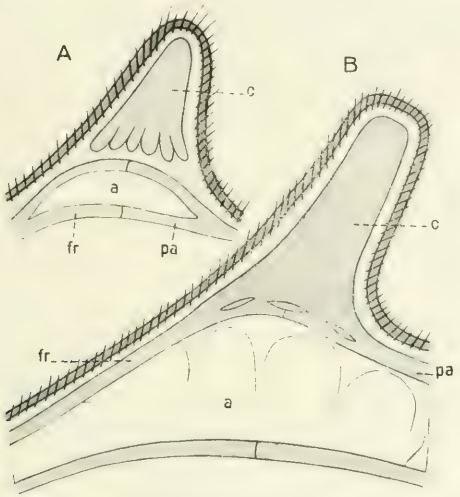


Fig. 471. Entwicklung des Giraffenhorns: A Jugendstadium, B fertiger Zustand. (Nach Nitsche[16].) a Lufträume der Schädelknochen, c Cutisknochen (Os cornu), fr Stirnbein, pa Scheitelbein.

deckten Okapi[17]. Da trägt der Schädel des männlichen Tieres auf der Stirn zwei nach hinten gebogene Fortsätze, die ihrem inneren Aufbau nach wiederum aus einem, nunmehr allein dem Stirnbein aufsitzenden Cutisknochen (Os cornu) bestehen (Fig. 472). Aber während der so entstandene Knochenzapfen bei den Giraffen stets von der äußeren Haut überzogen bleibt, ist das bei dem Okapi nur im Jugendzustand der Fall. Beim erwachsenen Tier dagegen bricht der Knochenzapfen mit seiner äußersten Spitze durch die Haut hindurch und ragt jetzt als eine glattpolierte Kappe sehr fester kompakter Knochensubstanz frei nach außen vor, durch eine unregelmäßig geränderte Furche von dem übrigen Knochenzapfen abgesetzt (Fig. 472). Bei weiblichen Tieren ist bisher keine Spur dieser Hörner nachzuweisen gewesen.

Eine dritte Entwicklungsstufe des gleichen Typus bilden längst ausgestorbene Vertreter dieses nämlichen Verwandtschaftskreises, wie etwa das in den pliozänen Siwalikschichten Indiens auftretende Sivatherium[18], das auf seinem Schädel neben einem Paar kleinerer vorderer Knochenzapfen ein Paar gewaltiger schaufelartig entwickelter Fortsätze trug (Fig. 473), von denen wir zwar nicht wissen können, ob sie von Teilen der äußeren Haut überzogen waren oder nicht, für die aber wohl mit größerer Wahrscheinlichkeit das letztere an-

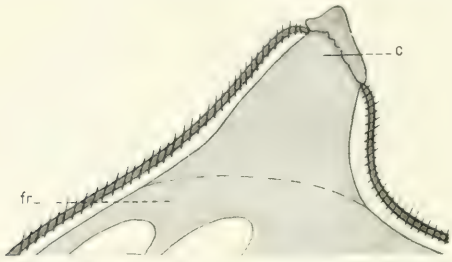


Fig. 472. Aufbau des Gehörns von Okapia. (Entworfen nach Flower[17].) c Cutisknochen (Os cornu), fr Stirnbein.

Fig. 473. Schädel von Sivatherium giganteum. (Nach Abel[18].)

genommen werden darf in einer mutmaßlichen Homologie mit der kleinen freien Knochenkappe des Okapigehörns. Diese drei Stufenfolgen brauchen keiner natürlichen Entwicklungsreihe zu entsprechen, im Gegenteil, es ist sehr wahr-

scheinlich, daß wir in dem einfacheren Gehörntypus der Giraffen einen degenerierten Typus ehemalig vollkommenerer Zustände erblicken müssen. Bei einem Sivatherium mit seinen mächtigen Stirnfortsätzen ist es fast selbstverständlich, daß diese letzteren ihrem Träger tatsächlich starke Waffen waren; bei den Giraffen kommt eine Verwendung der Hörner als Waffen sicherlich nicht mehr in Frage, an ihre Stelle sind die stark entwickelten Beine mit ihren Hufen getreten, durch welche gewaltige und dem Gegner verderbliche Schläge ausgeteilt werden können. Zum Verständnis der morphologischen Zusammenhänge bleibt aber der aufgestellten Stufenfolge ihre Bedeutung trotzdem erhalten, im besonderen dann, wenn wir uns nun einer zweiten Gruppe gehörntragender Wiederkäuer zuwenden, den Hirschen.

Was das Gehörn der Hirsche — Geweih pflegt man es hier zu nennen - zunächst seinem morphologischen Aufbau nach von dem der Giraffen unterscheidet, das ist der unvergleichlich viel bedeutsamere Anteil des Stirnbeins an seiner Zusammensetzung. Ja, man hat wohl gar das gesamte Geweih als eine reine Fortsatzbildung des knöchernen Stirnbeines, als eine Apophyse desselben angesehen. Anormale Rehgehörne ließen aber deutlich neben einer solchen zweifellos vorhandenen Apophyse mit Sicherheit einen Cutisknochen, also ein Os cornu, feststellen[19]. Und zwar lagen die Verhältnisse da derart, daß ein zentraler Knochenkern von spongiöser Beschaffenheit umschlossen wurde von einem Knochenmantel aus fester Substanz, der seinerseits als Apophyse unmittelbar aus dem Stirnbein sich erhob (Fig. 474). Cutisknochen und Stirnbeinapophyse, letztere gleichwertig der Stirnbeinvorwölbung des Giraffengehörns, sind aber dann in der Regel so eng miteinander verschmolzen, daß eine Scheidung ihrer Substanzen nicht mehr so ohne weiteres möglich ist. Und der Verlauf der Geweihbildung selbst stellt sich äußerlich dann folgendermaßen dar[20]. Eine einfache Erhebung des knöchernen Stirnbeins (Fig. 475 A) wächst zu einer zapfenförmigen Apophyse empor, dabei die äußere Haut mit sich emporhebend (Fig. 475 B) und so äußerlich den Zustand des Giraffengehörns darbietend. Hat aber dann diese Apophyse eine gewisse Länge erreicht, so beginnt die äußere umhüllende Haut unter Obliteration ihrer Gefäße, unter Stauung und Gerinnung ihrer gesamten Säfte abzusterben und zu vertrocknen, sie wird schließlich als sog. Bast abgestoßen und die freie Knochenstange tritt zutage (Fig. 475 C). Es wird dadurch dem Cervidengeweih dieses Stadiums ein ganz anderer Charakter gegeben als dem Giraffengehörn, es findet dieses Stadium jedoch seine genaueste Parallele beim Okapigehörn. Die einmal gebildete freie Knochenstange ist aber nun nicht von Bestand, im folgenden Lebensjahre wird sie abgeworfen und durch

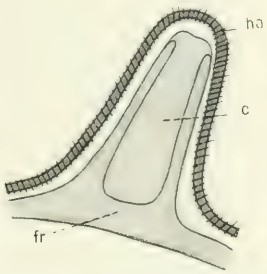


Fig. 474. Schema der Geweihbildung der Hirsche. (Vereinfacht nach Rhumbler[19].) c Cutisknochen (Os cornu), fr Stirnbein, ha äußere Haut.

eine neue ersetzt. Der Vorgang selbst beginnt damit, daß an der Stelle, wo die freie Knochenstange mit der äußeren Haut in Berührung steht, osteoklastische Zerstörungsprozesse innerhalb der Knochensubstanz Lakunenräume entstehen lassen und schließlich in Verbindung mit einer von außen her einschnürenden Ringfurche den Abfall der Knochenstange verursachen (Fig. 475 D). Das Ganze ist ein nekrotischer Vorgang, vergleichbar dem Abstoßen des aus einem Amputationsstumpf vorragenden Knochenendes. Alsbald nach dem Abwerfen der

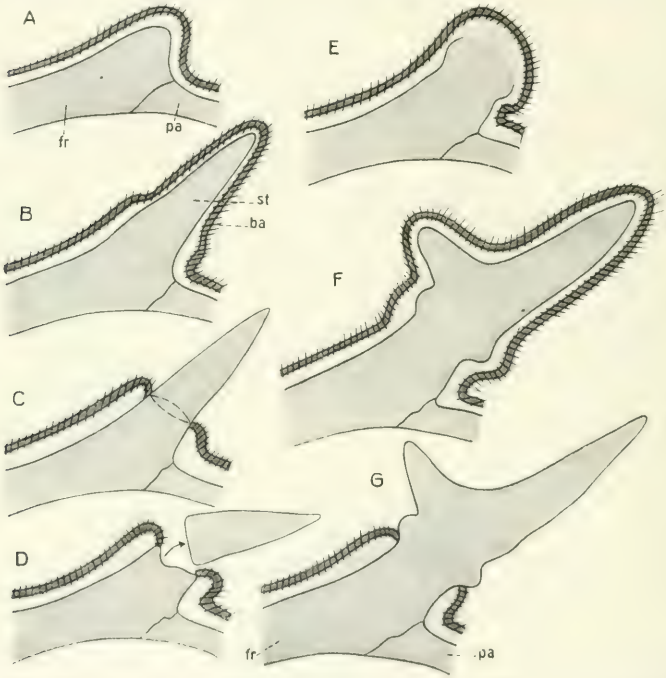


Fig. 475. Bildungsgang des Geweihes der Hirsche: A—C Entstehung des Erstlingsgeweihes, D dessen Abwurf, E—G Ausbildung des zweiten Geweihes. (Nach Nitsche[16].) ba Bast (= äußere Haut), fr Stirnbein, pa Scheitelbein, st Knochenstange.

Knochenstange überwuchert die äußere Haut von den Rändern her den zurückgebliebenen Stumpf vollständig (Fig. 475 E), und dann setzt von diesem Knochenstumpf aus ein Regenerationsprozeß ein, der unter energischster Beteiligung von Blutgefäßen des knöchernen Stirnzapfens wie der äußeren Haut eine neue Stange aufbaut. Dieselbe zeigt durch das Auftreten eines zweiten Fortsatzes eine kompliziertere Ausbildungsstufe, bleibt aber im übrigen zunächst von der äußeren Haut überzogen (Fig. 475 F). Endlich jedoch beginnt auch diese äußere

Haut wieder zu obliterieren, sie wird als Bast abgestoßen oder gefegt und die neue Stange tritt frei hervor (Fig. 475 G). Alljährlich wiederholt sich dieser Vorgang, wobei also stets die freie Stange abgeworfen und erneuert wird, während der von der Haut ständig überzogene basale Stumpf als Rosenstock permanent erhalten bleibt. Dieses alljährliche Abwerfen der freien Knochenstange stellt einen weiteren bedeutsamen Unterschied zwischen Cervidengeweih und Giraffengehörn dar. Doch muß dazu bemerkt werden, daß auch bei dem Giraffenstamm Andeutungen eines solchen Abwerfens vorhanden sind. Für das Okapi vermutet

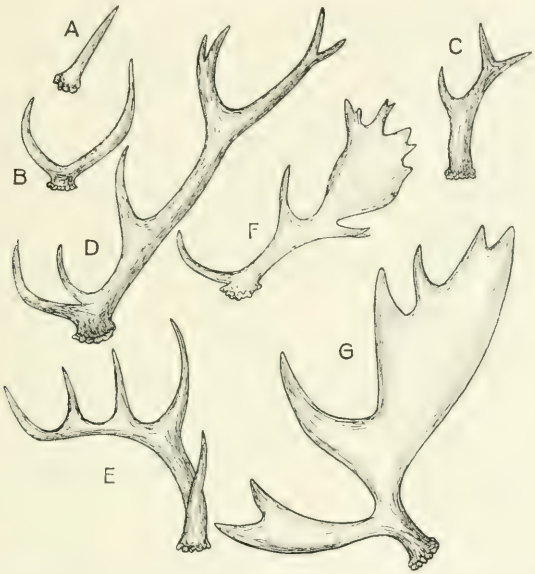


Fig. 476. Geweihformen verschiedener Hirscharten: A Coassus rufus, B Furcifer antisiensis, C Capreolus capreolus, D Cervus elaphus, E Cariacus virginianus, F Dama dama, G Alces alces. (Nach Brooke[23].)

man zum wenigsten, daß die kleine vorragende Knochenkappe auch hier gewechselt wird[21]. Wie andererseits älteren obermiozänen Vorfahren der Hirsche ein Geweihwechsel noch durchaus fehlte, da hier das Geweih wahrscheinlich dauernd von einer hornigen Epidermishülle überzogen blieb[22].

Unendlich ist die Mannigfaltigkeit der Geweihformen in der Gesamtreihe der Cerviden[23]. Nennen wir die Haupttypen in aufsteigender Entwicklungsfolge. Das einfache Spießergeweih sitzt als kurzer spitziger Knochenzapfen dem Schädel auf, bei Pudua und Coassus (Fig. 476 A), südamerikanischen Hirschen; beim Gablergeweih tritt zur Hauptstange eine nach vorn gerichtete Augsprosse

hinzu, bei dem gleichfalls südamerikanischen Furcifer (Fig. 476B); das Sechsergeweih entsteht dadurch, daß zwischen Augsprosse und Stangenspitze ein drittes Ende als Mittelsprosse sich einschiebt, bei dem malayischen Rusa hippelaphus, oder dadurch, daß zu Haupt- und Mittelsprosse eine Hintersprosse hinzutritt, so bei unserem einheimischen Capreolus (Fig. 476C); beim Achtergeweih gabelt sich die Spitze der Hauptstange zu einer Endgabel, wie bei dem chinesischen Pseudaxis sika; beim Zehnergeweih tritt dann eine neue Sprosse über der Augsprosse als Eissprosse hinzu, so bei Cervus elaphus (Fig. 476D). Alle diese einzelnen Enden können sich noch weiter verzweigen und bilden dann in ihrer Gesamtheit die mächtigen Kronen der Zwölfer-, Vierzehner- und so weiter Geweihe. Zur Gabelbildung kann noch Schaufelbildung hinzutreten, indem der Raum zwischen zwei Sprossen sich mit Knochensubstanz ausfüllt und nun als breite Knochenfläche erscheint, wie es in zwei verschiedenen Stämmen, bei den Damhirschen (Fig. 476F) und beim Elch (Fig. 476G) in die Erscheinung tritt. Auch in dem Verhältnis zwischen Rosenstock und Stange lassen sich sehr bedeutende Unterschiede feststellen. In der Regel sind die Rosenstöcke im Vergleich mit den ständig an Größe zunehmenden Stangen nur kurz, sie besitzen eine sehr beträchtliche Länge bei den Muntjaks (Cervulus), wo sie als konvergierende Kanten über einen großen Teil des Vorderschädels sich hinziehen, vielleicht in ursprünglichstem Verhalten im Hinblick auf die ähnlichen Zustände miozäner Formen.

Die Entwicklung des Geweihs der Hirsche, wie sie in der vorausgehenden Zusammenstellung gegeben ist und wie sie in der Phylogenie mit dem oberen Miozän einsetzte, im Pliozän zur vollen Entfaltung kam, wie sie ferner in der Ontogenie des Einzeltieres in der gleichen Reihenfolge bis zu einer bestimmten, jeweils für die einzelnen Arten mehr oder weniger fixierten Grenzstufe durchgeführt wird, kann eigentlich nicht als eine sonderlich zweckmäßige bezeichnet werden, wenn man die Bedeutung des Geweihs als Waffe ins Auge faßt. Die zweckmäßige Waffe ist das dolchartige Spießergeweih oder das zweizackige Gablergeweih, bei dem die Hauptstange als Kampfsprosse verwendet wird, die Augsprosse zur Abwehr der gegnerischen Stöße dient, und es ist bezeichnend, daß dann, wenn unter unseren Edelhirschen aus irgendwelchen Gründen ein Hirsch nur Stange und Augsprosse aufsetzt, dieser allen Nebenbuhlern unbedingt überlegen ist und sie zu Tode forkelt (Schadhirsche des Weidmannes). Schon die mächtigen Kronengeweihe unserer Edelhirsche müssen also in dieser Hinsicht als unzweckmäßig bezeichnet werden und noch mehr gilt dies von den Schaufelgeweihen, die schließlich als Stoßwaffe überhaupt kaum noch eine sonderliche Wirkung ausüben können. Edelhirsche bekämpfen sich mehr durch Schlagbewegungen, die aber freilich an Wucht und Gewalt kaum etwas zu wünschen übrig lassen. Es scheint fast so, als ob die ursprünglich auf die Ausbildung einer sexuellen Waffe hinzielende Entwicklung durch ein anderes Motiv aus ihrer primären Entwicklungsrichtung herausgedrängt worden wäre, indem die sexuelle Waffe zugleich zum sexuellen Ornament wurde. Denn alles, was wir im vorausgehenden Kapitel über die Bedeutung und Wirkung ornamentaler Sexualcharak-

tere sagten, das läßt sich Wort für Wort auf die stolz und herausfordernd getragenen Geweihe männlicher Cerviden anwenden, eindrucksvoller kann eine spezifische Sexualität wohl kaum präsentiert werden. Und daraus würde sich dann leicht auch die unzweckmäßige Entartung erklären, wie sie ihr schließliches Extrem in den drei bis vier Meter weit klafternden Geweihen des diluvialen Riesenhirsches (Cervus euryceros) erreicht hatte.

Und nochmals einem neuen Typus solcher Waffen begegnen wir in dem Gehörn der Antilopen und Gemsen, der Schafe, Ziegen und Rinder[24]. Die knöcherne Grundlage ist die gleiche, auch hier tritt ein gesonderter Cutisknochen (Os cornu) in Verbindung mit einer beulenartigen, von Lufträumen durchzogenen Auftreibung des Stirnbeins (Fig. 477 A). Der Cutisknochen ist zunächst durch bindegewebige Zwischenlagen durchaus von dem Schädelknochen geschieden, aber späterhin verknöchert auch diese Zwischenzone und das Ganze bildet einen einheitlichen, dem Stirnbein aufsitzenden Knochenzapfen, der keine Spur mehr von seiner ehemaligen doppelten Zusammensetzung erkennen läßt (Fig. 477 B), weshalb man auch vielfach die Anschauung vertreten findet, daß dieser Knochenkern eine einheitliche Stirnbeinapophyse darstelle. Was aber dann die Gehörne der genannten Wiederkäuer von allen anderen aufs schärfste unterscheidet, das ist der überaus bedeutsame Anteil, welchen jetzt die äußere Haut an dem Gesamtaufbau des Gehörns nimmt. Bei den Cerviden verfiel sie der vollständigen Rückbildung, hier leistet sie umgekehrt das Äußerste in ihrer spezifischsten Betätigung, in der Erzeugung von Hornsubstanz, und schafft eine geschlossene Hornmasse, welche wie eine äußere hohle Scheide dem inneren Knochenkern aufsitzt (Fig. 477 B). Man faßt die genannten Wiederkäuer daher wohl auch als Hohlhörner, Cavicornia zusammen. Das gesamte Gehörn bleibt dauernd erhalten, es nimmt stetig an Länge und Mächtigkeit zu. Die einzige Ausnahme bildet die nordamerikanische Gabelantilope (Antilocapra), bei der alljährlich die alte sich lockernde Hornscheide durch eine darunter sich anlegende Neubildung abgestoßen und ersetzt wird.

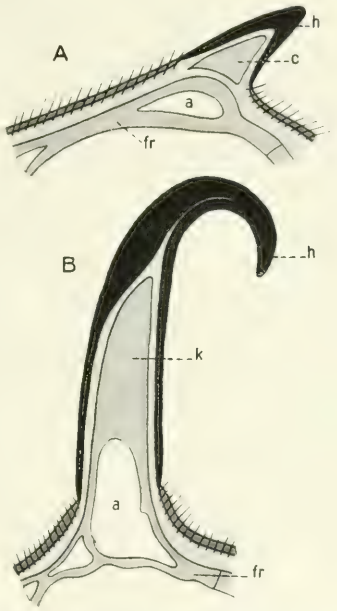


Fig. 477. Entwicklung des Gehörns der Gemse: A jugendliche Anlage, B sehr altes Gehörn. (Nach Nitsche[16].) a Lufträume des Stirnbeins, c Cutisknochen (Os cornu), fr Stirnbein, h Hornscheide, k Knochenzapfen.

Auch die Gehörne der Cavicornier kennzeichnet eine überaus große Mannigfaltigkeit nach Lage, Aufbau und Gestalt im einzelnen. Allgemeine Regel ist Zweizahl der Hörner, eine Ausnahme davon macht nur die indische Antilope Tetraceros quadricornis, wo zu einem hinteren größeren, dem normalen, Hörnerpaar noch ein viel kürzeres vorderes akzessorisches Paar hinzutritt, übrigens gar nicht so selten noch fehlt, ein Hinweis auf das relativ jugendliche Alter dieser Erwerbung. Auch die Vierhörnigkeit gewisser zahmer Schafrassen, wie etwa der St. Kilda-Schafe (Fig. 478) läßt sich unschwer als eine Errungenschaft neuesten Datums erweisen; es verdankt das hintere akzessorische Hörnerpaar seine Entstehung einer Spaltung des frontalen Knochenzapfens, und wenn dieser Prozeß sich weiter fortsetzt, so können schließlich sogar drei und vier Paar Hörner auftreten, wie bei Schafherden der Navajo-Indianer Neu-Mexikos[25]. Sitz der Hörner ist stets das Stirnbein, nie das Scheitelbein. Im Bereich des Stirnbeins selbst können aber dann die Hörner bald dessen vorderem Bezirk, bald dem Orbitalrand und noch häufiger dessen Hinterrand aufsitzen, wie das Diagramm der Figur 479 durch einige herausgegriffene Beispiele erläutern möge.

Fig. 478. Schädel eines vierhörnigen St. Kilda-Schafes. (Nach Holding, 1903[25].)

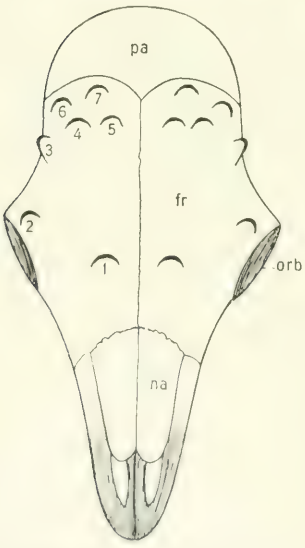


Fig. 479. Diagramm der Ansatzpunkte des Gehörns einiger Cavicornier: 1 Tetraceros quadricornis (Vorderhörner), 2 Antilocapra americana, 3 Ovibos moschatus, 4 Ovis tragelaphus, 5 Bubalis caama, 6 Tetraceros quadricornis (Hinterhörner), 7 Cephalophus coronatus. (Nach Ray Lankester[16].) fr Stirnbein, na Nasenbein, orb Augenhöhle, pa Scheitelbein.

Die eigentliche Grundlage des Gehörns bildet der dem Stirnbein aufsitzende Knochenzapfen[26]. Sind die Hörner noch kurz und spießartig, wie etwa bei Cephalophus, so weist der Knochenkern ein dichtes, solides Gefüge auf, nehmen sie aber an Länge zu, so beginnt basalwärts eine Auflockerung der Knochensubstanz, die schließlich über den ganzen Knochenzapfen sich ausdehnen kann. Es entwickelt sich im Inneren eine typische Spongiosa, die nur peripherwärts noch von einem mehr oder weniger starken Mantel kompakten Knochengewebes um-

schlossen ist. Das gilt ziemlich allgemein für Antilopen. Oder aber — und so ist es vor allem bei Schafen, Ziegen und Rindern —, es macht sich eine starke Sinusbildung bemerkbar und es entstehen im Inneren des Knochenzapfens sehr ausgedehnte, nur von wenigen Knochenlamellen durchzogene Hohlräume, die vielfach unmittelbar mit Höhlungen des Stirnbeins in Verbindung treten. Alles das dient einer Verminderung des Gewichts der zu gewaltiger Größe anwachsenden Knochenfortsätze bei sorgfältig gewahrter Stabilität ihrer Einzelteile.

Zu dem Knochenzapfen hinzu tritt dann die äußere Hornscheide, beide in ihrem Verhältnis zueinander sehr variabel. Zunächst liegt die Hauptstärke in dem Knochenkern und die Hornscheide bildet nur einen dünnen Überzug, dann aber beginnt letztere mächtiger und mächtiger zu werden und nimmt schließlich distalwärts den ganzen Raum als solide Hornmasse für sich ein. Bei Tragelaphus erstreckt sich der Knochenkern noch über vier Fünftel des ganzen Gehörns, dann sinkt sein Anteil auf drei Fünftel bei Gazella dorcas und Hippotragus oder gar auf die Hälfte bei Pelea capreolus. Mit zunehmender Dicke bildet die Hornscheide einen trefflichen Schutz für die unterliegende Knochensubstanz samt ihrem Überzug von weicherem Gewebe, zugleich entwickelt sie auf ihrer Oberfläche scharfe Spitzen und Kanten und erhöht so die Wirksamkeit der ganzen Waffe. Es entsteht häufig eine förmliche Skulptur in Streifen- und Perlbildung, in ringartigen Erhebungen, Wülsten und Knoten.

Innerer Knochenkern und äußere Hornscheide bestimmen zusammen die äußere Form des Gehörns und diese wieder ist bestimmend für seine Handhabung als Waffe. Dolchartig ist die Wirkung der kurzen spitzen Hörner von Cephalophus und Neotragus, als Speere dienen die langen, scharf zugespitzten, häufig spiralig gedrehten Hörner so vieler Antilopen, zu Stoßwaffen, die ihren Stoß von unten nach oben führen, werden die säbelartig gebogenen Hörner von Hippotragus und Oryx, die mehrfach gekrümmten Hörner von Bubalis. Auch bei den Rindern erfolgt der Angriff im wesentlichen durch Stöße der Hörner von unten nach aufwärts, wogegen bei Ziegen und Schafen der Stoß in horizontaler Richtung Stirn gegen Stirn geführt wird, bei letzteren unter ausschließlicher Verwendung der basalen Hornabschnitte. Und überall ist es die Zeit der Brunst, in der die Männchen dieser polygamen Säuger die Waffen gegeneinander richten und in den heftigsten, nicht selten tödlichen Kämpfen einander den Besitz der Weibchen streitig machen. Es handelt sich also überall hier ganz zweifellos um sexuelle Waffen, aber nicht um ausschließlich sexuelle Waffen. Ganz gewißlich sind sie natürlich ebenso wirksam zu gebrauchen gegen Feinde als solche, vor allem gegen Raubtiere, und damit hängt es dann zusammen, daß diese sexuellen Waffen ursprünglich rein männlichen Besitzes schließlich auch Eigentum der weiblichen Tiere wurden. Wir werden später (im 23. Kapitel) in einem anderen Zusammenhange ausführlicher von diesen Verhältnissen zu reden haben, hier sei nur soviel zur Ergänzung der bisherigen Darlegungen noch gesagt, daß bei Antilopen vielfach das ursprüngliche Verhalten noch besteht, wonach die Männchen allein die Träger des Gehörns sind, daß aber dann der Prozeß einer Übertragung auf

die Weibchen auch hier schon einsetzt und schließlich bei den Schafen, Ziegen und Rindern seinen vollendeten Abschluß erreicht.

Ihren ersten Anfängen nach sind alle diese Waffen der Huftiere wohl auf eine ursprüngliche Gewohnheit der Männchen zurückzuführen, sich zur Brunstzeit in Stößen Stirn gegen Stirn zu bekämpfen und als Nebenbuhler aus dem Umkreis der Weibchen herauszudrängen. Das mußte zu Quetschungen, zu Verletzungen an dieser Stelle führen, Entzündungsreize veranlaßten in gleicher Weise Wucherungen der Haut wie des darunter liegenden Knochens, und ihr Zusammenwirken ließ schließlich die ersten Gehörnbildungen entstehen[27]. Es waren diese Waffen also in ihren ersten Anfängen bereits sexuelle Waffen. Ob das freilich für alle Waffen der Huftiere überhaupt gilt, bleibt zweifelhaft. Es haben vielleicht eine sexuelle Bedeutung noch besessen die überaus mächtigen Schädelprotuberanzen, wie sie in Form von knöchernen Platten und Zapfen bei frühtertiären Huftieren (Dinoceras, Protoceras) von den Nasenbeinen bis zu den Scheitelbeinen sich ausdehnten; sie scheinen im allgemeinen im männlichen Geschlecht beträchtlich viel stärker entwickelt gewesen zu sein[28]. Eine solche sexuelle Bedeutung tritt aber dann völlig zurück gegenüber dem mehr allgemeinen Charakter einer Angriffs- und Verteidigungswaffe bei den Nashörnern, wo rauhen Erhabenheiten des Nasen- oder Stirnbeins rein integumentale, aus Hornsubstanz bestehende Hörner aufsitzen, die nur bei dem zweihörnigen Rhinoceros sumatranus einen Geschlechtsdimorphismus in kräftigerer Ausbildung männlicherseits erkennen lassen[29].

19. Kapitel

Die Hilfsorgane der Eiablage

Bildung von Schutzhüllen für das Ei. Betätigung des Clitellums der Oligochaeten und der Hirudineen in diesem Sinne. — Mütterliche Fürsorge während der Eiablage. Die Mithilfe des Abdomens weiblicher Feldheuschrecken und Schmetterlinge. Umgestaltung des weiblichen Abdomens der Dipteren zu einer Legeröhre. Legeapparat der Dytisciden. Gonapophysen bei niederen Insekten. Legesäbel der Laubheuschrecken und Grillen. Legeapparat der Libellen, seine Um- und Rückbildungen. Legeapparat der Hymenopteren, der Blattwespen, der Schlupfwespen und der Gallwespen, ihre spezifische Betätigung im einzelnen. Legebohrer der Tachinen. — Ovipositor des Bitterlings, Legeröhre der Phalangiden. — Stachelapparat der akuleaten Hymenopteren, seine Morphologie und seine Bedeutung als Waffe, seine Rückbildung bei Ameisen und Meliponen.

Wie uns der Inhalt des sechsten bis achtzehnten Kapitels lehrte, ist es ein gewaltiger Komplex vielseitigster Vorrichtungen, die am Körper der Geschlechter, morphologisch vom Werte einfacher Gametocytenträger, in die Erscheinung treten einzig und allein zu dem Zweck, das schließliche Zusammentreffen einander zugeordneter Ei- und Samenzellen herbeizuführen und damit — in dem befruchteten Ei — die Grundlage zu schaffen für die Entwicklung eines neuen, die Generation der Eltern in der Zeit fortführenden Individuums. Und nun vermag dieses neuentstehende Individuum gleichfalls in seinen physiologischen Bedürfnissen auf den Körper seiner Erzeuger einzuwirken und deren Organisation in Hinsicht auf die Erfordernisse seiner eigenen Lebensbedingungen grundlegend zu beeinflussen.

Das macht sich zunächst bemerkbar bei der Eiablage. Viele Eier erhalten besondere Schutzhüllen mitgegeben, und das Material zu diesen wird geliefert vom Ei selbst, von den Ovarialwänden oder von Teilen des inneren weiblichen Genitalapparates, zuweilen aber auch von Sonderdifferenzierungen des äußeren Körpers. Von solchen sind wohl die auffallendsten die Clitellumbildungen der Oligochaeten[1] und der Hirudineen[2]. Zur Zeit der Fortpflanzung erscheint da die Epidermis einer bestimmten Anzahl von Körpersegmenten zu einem bald ein-, bald vielschichtigen Drüsenepithel umgewandelt und bildet dann, wie es besonders bei den Regenwürmern hervortritt, einen ringförmigen Gürtel um den Körper (vergl. Fig. 104, S. 123). Wie wir früher schon sahen, stellt dieses Clitellum bei den Regenwürmern wohl auch ein Hilfsorgan während der Paarung dar, seine Hauptbedeutung besteht aber zweifellos in der Abscheidung einer Kokon-

hülle für die abgelegten Eier, und bei den wasserbewohnenden Oligochaeten sowie bei den Blutegeln ist dies unter allen Umständen seine einzigste Aufgabe. Der Vorgang selbst vollzieht sich in der Weise, daß das Clitellum zunächst durch energische Tätigkeit seiner Drüsenzellen eine ringförmige Schleimhülle produziert, daß in diese der Wurm die Eier absetzt und alsdann seinen Körper aus der Hülle zurückzieht, worauf die Ränder derselben vorn und hinten zusammenschließen und nach erfolgter Verhärtung der Schleimmassen der Kokon fertiggestellt ist.

Vielfach sind beim Absetzen der Eier irgendwelche besondere äußere Vorkehrungen durchaus zu vermissen, ihre Abgabe erfolgt jeweils an dem Aufenthaltsort des mütterlichen Organismus und mit dem Verlassen des mütterlichen Körpers sind die Eier durchaus auf sich selbst gestellt. Zuweilen aber erfordern die Ent-

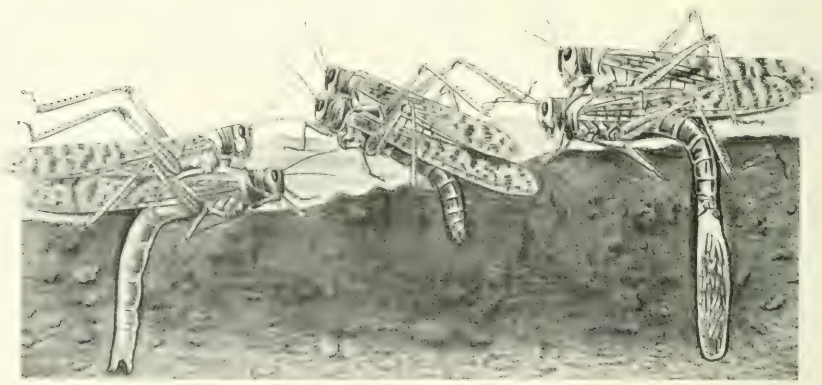


Fig. 480. Eiablage der Wanderheuschrecke (Schistocerca peregrina): In der Mitte Beginn der Ausarbeitung der Erdhöhle, links Erdhöhle vollendet, rechts Eiablage vollendet. (Nach Künckel d'Herculais, 1893[3].)

wicklungsbedingungen eines Eies eine ganz bestimmt geartete Umgebung mit bestimmten Darbietungen der Lebensform, und dann begegnen wir am Körper des Elterntieres — es kann sich jetzt stets nur um das weiblich sich betätigende Geschlecht handeln — besonderen Vorrichtungen, welche eine entsprechende Unterbringung des Eies bei seiner Ablage ermöglichen.

Die Umgebung der weiblichen Geschlechtsöffnung, welche ja die Eier in allen Fällen passieren müssen, wird es sein, an welcher wir derartige Einrichtungen so gut wie ausschließlich zu suchen haben. Da kann zunächst der gesamte Körperabschnitt, welcher diese Geschlechtsöffnung trägt, in den Dienst der Eiablage treten, wie bei manchen Insektenweibchen das Abdomen. Es braucht das Abdomen dabei noch keinerlei eingreifende Veränderungen zu erfahren. Bei den Feldheuschrecken (Acridiiden) werden die Eier in schützende Erdhöhlen

abgelegt und deren Herstellung erfolgt ausschließlich mit Hilfe des Abdomens[3]. Es tastet das Weibchen — wenn wir als Beispiel etwa die Wanderheuschrecke (Schistocerca peregrina) wählen — zunächst, während es sein Männchen von der vorausgehenden Begattung her noch auf dem Rücken trägt, mit der Spitze des Hinterleibs den Boden nach einer geeigneten Stelle ab, und ist eine solche gefunden, so wird dann das Abdomen wie ein Pfahl in die Erde eingedrückt, wobei die Tätigkeit besonderer beweglicher Chitinplättchen der letzten Abdominalsegmente, morphologisch den später zu besprechenden Gonapophysen verwandter Formen gleichwertig, die Erdkörnchen lockert und seitwärts preßt, bis schließlich eine tiefe zylindrische Röhre enstanden ist, deren Wände durch einen schleimigen Überzug noch die nötige Festigkeit erhalten (Fig. 480). Weit ausgedehnt erfüllt das Abdomen diese Röhre vollständig und erst wenn die Eiablage einsetzt und fortschreitet, zieht es sich mehr und mehr wieder zurück, das Eierpaket im Grunde der Röhre zurücklassend und zuletzt durch einen schleimigen Verschlußpfropfen völlig gegen die Außenwelt abschließend und sichernd.

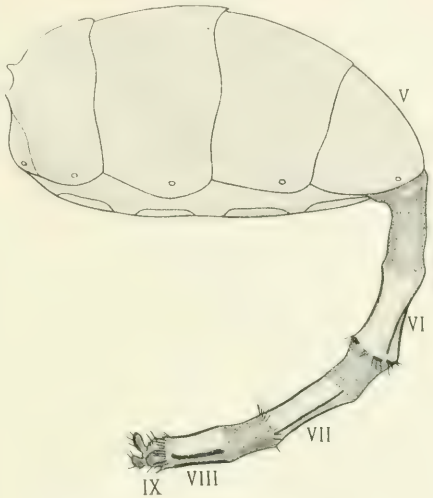


Fig. 481. Seitenansicht des weiblichen Abdomens von Musca domestica mit ausgestrecktem Ovipositor. (Nach Hewitt[6].) V—IX Abdominalsegmente.

In höherem Maße dem Dienst der Eiablage angepaßt ist dann schon in seiner Form das Abdomen vieler Schmetterlingsweibchen[4]. Da sind die letzten Abdominalsegmente stark konisch verjüngt, sind im Ruhezustand ineinander geschoben, können aber im Augenblick der Eiablage zu einem langen dünnen, durch besondere chitinöse Führungsstäbe gestützten Rohr vorgeschoben werden, dessen bewegliche Biegsamkeit ihm gestattet, in feinste Spalten und Ritze, etwa der Rinde von Bäumen, einzudringen und an solchen gesicherten Orten die Eier abzusetzen. Derartige Einrichtungen finden sich nicht selten bei Spinnern und Spannern, sie sind besonders verbreitet unter Microlepidopteren. Bei letzteren können sogar besondere Einrichtungen geschaffen werden, um Pflanzengewebe von Blättern, Blüten oder Samen zu durchbohren und in diese die Eier abzulegen.

Ähnliche Einrichtungen treten bei manchen Käfern (bei Cerambyciden beispielsweise)[5] auf, sie haben schließlich einen ganz außerordentlich hohen Aus-

bildungsgrad erreicht bei Dipteren, im besonderen bei den Musciden[6]. Da wird dadurch, daß gegenüber den fünf vorderen, ganz normal gestalteten Abdominalsegmenten sich die hinteren zu einer langen dünnen Röhre zusammenschließen, in viel höherem Maße als bisher eine wirkliche, morphologisch scharf abgesetzte Legeröhre, ein Ovipositor, geschaffen. Bei unserer Stubenfliege (Fig. 481) sind die dünnen Chitinrohre der letzten Abdominalsegmente durch stark dehnbare, mit feinen Dornen besetzte Intersegmentalhäute voneinander geschieden, und diese letzteren ermöglichen es, daß der ganze Ovipositor im Ruhezustand teleskopartig völlig in die vorderen Hinterleibssegmente zurückgeschoben werden kann, während er im Augenblick seiner Betätigung zu einem dem übrigen Abdomen an Länge gleichkommenden Rohr sich auszudehnen vermag. Die versteckttesten Ritze können so als Ort der Eiablage aufgesucht werden, nachdem sie auf

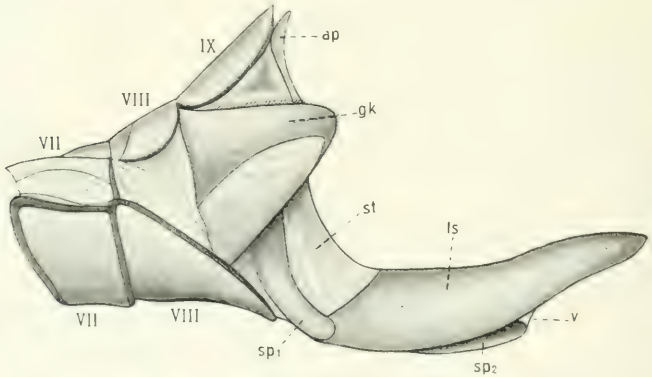


Fig. 482. Hinteres Abdominalende eines weiblichen Dytiscus marginalis, in Seitenansicht, mit ausgestrecktem Legeapparat. (Nach Demandt[7].) ap Analplatten, gk Genitalklappen, ls Legesäbel, sp_1 Seitenspangen des Stielabschnittes, sp_2 Chitinspangen des Vaginalrohres, st Stielabschnitt, v Mündung der Vagina, VII—IX Abdominalsegmente.

ihre Brauchbarkeit noch besonders durch einen Tastsinnesapparat geprüft sind, der an dem Analsegment in Form borstentragender Chitinplatten und Höcker entwickelt ist. Es ist übrigens nicht bei allen Dipteren ein solcher Ovipositor in gleich hoher Ausbildung vorhanden wie bei den Musciden, eine geringere Entwicklungsstufe zeigt er schon bei Formen wie Syrphus, Empis, Stratiomys, und viel einfacher, nicht teleskopartig ausziehbar erscheint er bei Tabanus, Culex, Tipula.

Das Ganze konzentriert sich weiter und nur der äußerste Endabschnitt des Abdomens wird zum Legeapparat. So ist es bei Schwimmkäfern der Familie der Dytisciden[7]. Es schließt sich hier der Legeapparat, gebildet aus Teilen des neunten und zehnten Abdominalsegmentes, in ausgestrecktem Zustand als eine sich verjüngende Röhre an das eigentliche Abdomen an (Fig. 482). An ihr läßt

sich — wir wählen als Beispiel Dytiscus marginalis — ein Stielabschnitt von einem Legesäbel scheiden. Die Wände des Stielabschnittes sind zum größeren Teil membranös, sie erhalten eine Versteifung durch zwei seitliche schlanke Chitinspangen; der Legesäbel wird in seiner leicht gekrümmten Form bestimmt durch zwei seitliche, dünne und sehr harte Chitinplatten, die an ihrer oberen Kante miteinander verschmolzen sind, nach unten zur Bildung einer Rinne auseinander weichen und in diese Rinne das Vaginalrohr aufnehmen, das den ganzen Legeapparat durchzieht, wiederum durch Chitinspangen versteift ist und mit seiner Mündung ziemlich weit aus der Spaltrinne des Legesäbels sich vorstrecken kann. Im Ruhezustand vermag sich der Apparat völlig ins Innere des Körpers zurückzuziehen. Der Legesäbel klappt wie die Klinge eines Messers aufwärts in den Stielabschnitt zurück und dieser selbst schiebt sich durch einen Längsspalt im ventralen Abschnitt des neunten Abdominalsegmentes in das Innere des Körpers hinein, worauf sich hinter dem Ganzen die beiden Genitalklappen wie zwei Türflügel schließen. Ein eigener, sehr reich entwickelter Muskelapparat ermöglicht alle diese komplizierten Lageverschiebungen. Als Grundtypus bleibt dieser Bau des Legeapparates bei allen Dytisciden im wesentlichen der gleiche, im einzelnen erscheint er dann in Dimensionen und äußerer Beschaffenheit mannigfach modifiziert, entsprechend seinen jeweiligen besonderen Aufgaben. Und bei Dytiscus marginalis besteht diese Aufgabe darin, die Eier in dem Gewebe von Pflanzenstengeln unterzubringen. Das Weibchen umklammert mit seinen Beinen in aufrechter Haltung den ausgewählten Stengel (Fig. 483), läßt den Legesäbel bei weit geöffneten Genitalklappen vortreten, schneidet mit wenigen Schnitten die Pflanze an und senkt den ganzen Apparat tief in die entstandene Wunde ein. Es passiert ein Ei Vaginalrohr und Vaginalöffnung, wird nach seinem Austritt durch ein klebriges Sekret fixiert und bleibt, während der Legeapparat selbst zurückgezogen wird, mitten in dem Pflanzengewebe zurück, wo es nun unter ausgezeichnetem Schutz gegen die äußere Umwelt, in der sauerstoffreichen Umgebung des assimilierenden Pflanzengewebes seine Embryonalentwicklung durchläuft.

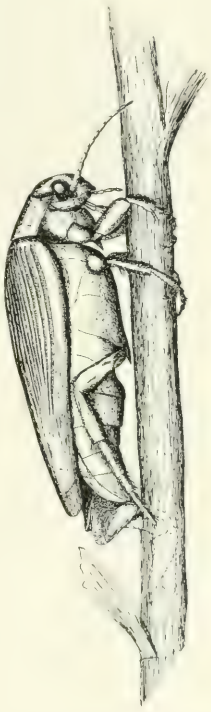


Fig. 483. Weibchen von Dytiscus marginalis während der Eiablage. (Nach Blunck, 1913[7].)

Und schließlich sind es gar nicht mehr Teile der Abdominalwände selbst, sondern Anhänge derselben, welche bei den Insekten einen Legeapparat, und zwar einen solchen von unvergleichlich viel größerer Verbreitung und Formenmannigfaltigkeit schaffen. Es handelt sich grundsätzlich um integumentale Erhebungen

in der Umgebung der weiblichen Geschlechtsöffnung, die lang auswachsend sich zur Bildung einer Röhre zusammenfügen und als solche eine Verlängerung der weiblichen Geschlechtswege über die Oberfläche des Körpers hinaus zustande bringen. Man pflegt diese Fortsätze ganz allgemein als Gonapophysen zu bezeichnen, sie sind in ihrem morphologischen Wert, ob einfache Hautausstülpungen oder ursprüngliche Extremitäten, recht sehr umstritten[8], wenn auch die erstere Auffassung eine weitaus größere Wahrscheinlichkeit für sich hat. Die Anfänge finden wir bei den niedersten Insekten, bei den flügellosen Thysanuren[9], wo bei manchen Formen, wie bei Japyx, nichts weiter als vier Hautpapillen die zwischen dem achten und neunten Abdominalsegment gelegene weibliche Geschlechtsöffnung umstellen, wo aber dann bei anderen, bei Machilis und Lepisma, diese Papillen zu langen stabförmigen Fortsätzen auswachsen (Fig. 484). Von ihren beiden Paaren gehört das vordere dem achten, das hintere dem neunten Abdominalsegment an, sie bilden zusammen eine lange Legeröhre, an der die beiden Teilstücke einer jeden Hälfte besonders fest zusammengefügt sind, und schließen zwischen sich einen feinen Kanal ein, durch den hindurch die Ablage der Eier in feine Ritzen und Spalten erfolgen kann.

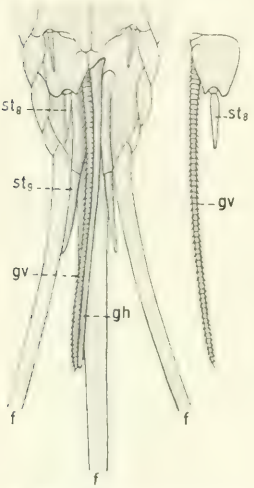


Fig. 484. Hinteres Abdominalende einer weiblichen Machilis maritima, von der Bauchseite. Die linksseitige vordere Gonapophyse ist zusammen mit dem achten Bauchschild herausgenommen und beiseite gelegt, um die darunter liegende hintere Gonapophyse sichtbar zu machen. (Nach Oudemans[9].) f die drei Schwanzfäden, gh hintere, gv vordere Gonapophysen, $st_{8,9}$ zapfenartige Anhänge (sog. Styli) des achten und neunten Abdominalsegmentes.

Auf der gleichen morphologischen Stufe steht der im einzelnen sehr viel hochgradiger angepaßte Legestachel der Thripsiden, einer Familie winzig kleiner Insekten, die zu den gleichfalls noch recht primitiven Blasenfüßlern oder Physapoden gehören[10]. Auch hier (Fig. 485) haben wir zwei Paare von Fortsätzen, von denen das vordere untere Paar wiederum dem achten, das hintere obere Paar dem neunten Abdominalsegment zuzurechnen ist. Die Fortsätze sind jetzt zu säbelartigen Chitinplatten geworden, durch besondere Spangen sind sie mit der Körperwand fest, aber gelenkig verbunden, ihre Außenränder tragen feine Sägezähnchen. Und das steht in engstem Zusammenhange mit ihrer Funktion, insofern sie zum Anbohren von Pflanzengewebe dienen. Der senkrecht vom Körper abgestellte Stachel arbeitet sich unter sägenden Bewegungen seiner Teilstücke in das Gewebe eines Blattes hinein und wenn die geschaffene Öffnung groß genug geworden ist, klaffen seine beiden Hälften auseinander und lassen das Ei durch den von ihnen umschlossenen Kanal hindurch in das vorbereitete Bett gleiten.

Zu einer höheren Ausgestaltung führt uns der Legeapparat der Orthopteren

oder Gradflügler. Zwar bei manchen Familien derselben, bei den Schaben (Blattiden)[11] und bei den Gespenstheuschrecken (Phasmiden)[12], erscheinen seine einzelnen Teile nur als kurze Zapfen, die im wesentlichen zum Halten und Tragen der Eikapseln und der einzelnen Eier verwendet werden, aber bei den Laubheuschrecken (Locustiden) und den Grillen (Grylliden) wird er zu einem mächtigen Legesäbel oder Legestachel[13]. In vollendetster Ausbildung bieten einen solchen wohl die Weibchen der Locustiden (Fig. 486). Anhänge des achten und neunten Abdominalsegmentes setzen ihn auch hier zusammen, aber während die Anhänge des achten Segmentes unverändert wie bisher in einem Paar als vordere Gonapophysen erhalten bleiben, treten die des neunten Segmentes jetzt als zwei Paare auf, als hintere obere Gonapophysen und als allerdings

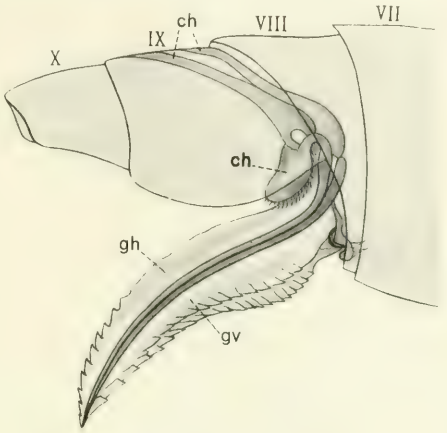


Fig. 485. Hinteres Abdominalende einer weiblichen Heliothrips dracaenae, in Seitenansicht, mit ausgestrecktem Legestachel. (Nach Jordan[10].) ch Chitinspangen, gh hintere, gv vordere Gonapophysen, VII—X Abdominalsegmente.

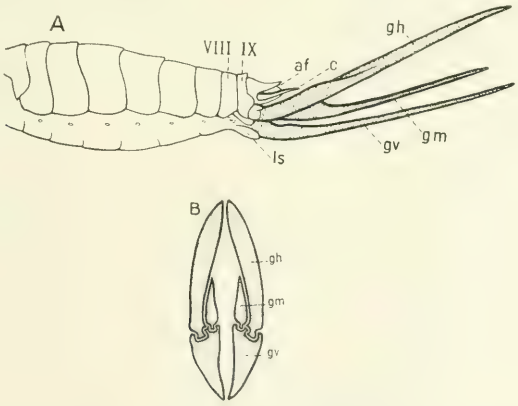


Fig. 486. Ovipositor der weiblichen Locustiden: A Seitenansicht des Abdomens eines weiblichen Moristus coriaceus, B Querschnitt durch die Legescheiden von Locusta viridissima. (A nach Brunner von Wattenwyl[13], B nach Dewitz[13].) af After, c Afterfäden (Cerci), gh hintere, gm mittlere, gv vordere Gonapophysen, ls Subgenitalplatte, VIII—IX Abdominalsegmente.

meist kleinere mittlere oder innere Gonapophysen. Alle diese Teile sind miteinander zu einer aus zwei Hälften bestehenden Einheit verbunden. Als tragende Stütze des Ganzen erscheint zunächst eine plattenartige Ausladung des achten Segmentes, die Subgenitalplatte, mit ihr verbinden sich vor allem in engerem Anschluß die vorderen oder unteren Gonapophysen. Und diese letzteren selbst erscheinen dann wieder als Träger der mittleren und oberen Gonapophysen, insofern nutenförmige Aushöhlungen ihrer Oberkante gratartige Vorsprünge der Unterkante jener aufnehmen (Fig. 486 B). Dazu sind dann endlich noch die mittleren und oberen Gonapophysen an ihrer Basis durch ein besonderes kompliziertes Gelenk enger aneinander geschlossen, so daß sie nur als gemeinsamer Körper in Wirksamkeit treten können. Das ganze erreicht bald als säbelartiges Gebilde eine enorme Größe, so daß es an Länge dem Körper nur wenig nachsteht, bald erscheint es auf kleine blättchenartige Anhängsel verkürzt. Die beiden Hälften umschließen einen inneren Längskanal, und diesen muß das Ei passieren, nachdem es aus der an der Basis der unteren Gonapophysen gelegenen weiblichen Geschlechtsöffnung ausgetreten ist. Die Weiterbeförderung des Eies erfolgt wohl in erster Linie durch hin- und herschiebende Bewegungen, welche die verbundenen oberen und mittleren Gonapophysen auf den unteren ausführen, wozu ein besonderer eigener Muskelapparat entwickelt ist. Die Ablage der Eier selbst geschieht vorzugsweise in Erdhöhlen, indem das Weibchen unter halbkreisförmiger Krümmung seines Abdomens den Legesäbel senkrecht nach unten bis zur Wurzel in die Erde einbohrt.

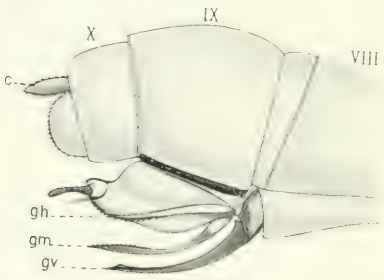


Fig. 487. Abdominalende einer weiblichen Calopteryx virgo, in seitlicher Ansicht. (Nach VAN DER WEELE[8].) c Afterfäden (Cerci), gh hintere, gm mittlere, gv vordere Gonapophysen, VIII—X Abdominalsegmente.

Der Legeapparat der Grillenweibchen unterscheidet sich von dem der Laubheuschrecken nur durch die sehr geringe Ausbildung der mittleren Gonapophysen.

In allen Teilen morphologisch durchaus dem Legeapparat der Locustiden entsprechend zeigt sich fernerhin derjenige der Libellen[13]. Auf der höchsten Ausbildungsstufe, wie wir sie etwa bei Calopteryx antreffen (Fig. 487), treten wiederum drei Paare von Gonapophysen in Tätigkeit. Das vordere untere Paar entspringt vom Hinterrand des achten Abdominalsegmentes, es besteht aus einem kurzen breiten Basalglied und einem lang säbelförmigen, spitzigen, an den Seitenkanten mit Sägezähnchen besetzten Hauptstück. Das hintere obere Paar sitzt dem Vorderrand des neunten Segmentes an, es stellt sich in Form breiter Klappen, sog. Valven dar, die an ihren Außenflächen einen gleichfalls mit Zähnchen ausgestatteten Längskiel, auf ihrer Spitze einen Tastsinnesapparat in Gestalt eines Haarbüschels und eines beweglichen griffelförmigen Anhanges tragen. Median-

wärts von diesen hinteren Gonapophysen und eng mit ihnen verbunden liegen endlich wiederum die mittleren inneren Gonapophysen, sie von neuem dünn, lanzettförmig, nach der Spitze hin verbreitert und mit Zähnchen besetzt. Der eigentliche Legestachel wird von den vorderen und mittleren Gonapophysen gebildet, als schützende Klappen bedecken ihn die hinteren. Alle Zygopteren unter den Libellen, also die Calopterygiden und die Agrioniden, weisen den beschriebenen Typus auf, unter den Anisopteren kommen ihm noch am nächsten die Legeapparate der Aeschniden, wenn auch die Zähnchenbildungen hier vorzugsweise von den Gonapophysen auf den Hinterrand des zehnten Abdominalsegmentes übergegangen sind. Dann aber setzen in dieser gleichen Gruppe Reduktionen ein, es beginnen bei den Petaluriden sich die Valven zurückzubilden, sie sind fast ganz geschwunden bei Cordulegaster, es greift die Reduktion dann auch auf die übrigen Gonapophysen über bei Gomphiden und Corduliiden und erreicht ihr Maximum bei den Libelluliden, wo der ganze Legeapparat bis auf winzige Rudimente geschwunden ist.

Überall da, wo der Legeapparat voll entwickelt ist, da dient er mit seinen scharfen Spitzen und Zähnchen zum Anschneiden von Pflanzenstengeln und Blättern, in deren bloßgelegtes Innere dann die Eier hineingelegt werden, um ihrem Bedürfnis nach Schutz und Sauerstoff Genüge zu leisten. Die Ablage selbst kann in Pflanzen ober- und unterhalb der Wasserfläche erfolgen, in letzterem Falle streckt das Weibchen einen Teil seines Abdomens in das Wasser oder es taucht wohl gar mit seinem ganzen Körper ein (Lestes, Platycnemis). Mit der Rückbildung des Legeapparates kommt natürlich auch dieser Modus der Eiablage in Wegfall. Bei Cordulegaster, wo wenigstens die vorderen Gonapophysen noch als lange schmale, lamellenartige Fortsätze erhalten sind, dienen diese letzteren als eine Art von Legeröhre beim Absetzen der Eier in Schlamm, bei den übrigen werden die Eier unter eigenartig wippenden Bewegungen des Abdomens direkt ins Wasser entleert[15].

Solche sekundären Rückbildungen eines ursprünglich hoch entwickelten Legeapparates, wie wir sie eben von Libellen kennen lernten, stellen übrigens keineswegs eine vereinzelte Erscheinung unter den Insekten dar, wir begegnen solchen noch ausgeprägter bei den Rhynchoten[16], wo ursprünglich durchaus ebenfalls drei Paare von Gonapophysen zur Anlage kommen, von diesen aber dann das obere Paar niemals mehr an der Bildung des Legeapparates beteiligt ist und die übrigen in vielen Familien teilweisen oder völligen Schwund erleiden. Wenn ein Legeapparat noch entwickelt ist, wie bei den Zikaden, bei manchen Wasserwanzen (Naucoris, Notonecta, Plea), so dient er gleichfalls zum Anbohren von Pflanzenteilen.

Zu einem Höhepunkt, der in äußerer Ausgestaltung wie Vielseitigkeit der Verwendung alles bisher Besprochene weit hinter sich läßt, leitet dann schließlich der Legeapparat der Hymenopteren über. Seine wesentlichen Grundlagen werden auch hier von drei Paaren von Gonapophysen geliefert, einem Paar des achten und zwei Paaren des neunten Abdominalsegmentes. Das läßt sich besonders klar embryologisch erkennen[17], tritt aber bei primitiven Typen auch

im ausgebildeten Zustand noch deutlich hervor. So etwa bei den Blattwespen, den Tenthrediniden (Fig. 488)[18], wo der relativ kurze Apparat wiederum dazu dient, Blätter und Pflanzenstengel anzuschneiden und in die so geschaffene taschenförmige Vertiefung das Ei einzusenken. Die vorderen Gonapophysen sind allein die eigentlichen Werkzeuge, sie sind zu wirklichen Sägeplättchen (Fig. 488B) umgewandelt, die vortrefflich zum Anschneiden des Pflanzengewebes geeignet sind, im übrigen in ihrer Ausbildung in genauester Korrelation zu ihrer Aufgabe stehen. Diejenigen Blattwespen, welche Zweige oder Äste anbohren (Cladius viminalis, Hylotoma rosae), haben sehr kräftige, breite und stark gezähnte Sägeblätter, bei anderen, die ihre Eier in das Parenchymgewebe von Blättern einsenken (Nematus miliaris), sind diese gleichen Teile in allem nur schmächtig entwickelt, und wieder bei anderen, die ihre Eier an die Blattoberfläche ankleben (Nematus ribesii), erscheint der ganze Legeapparat stark zurückgebildet. Während andererseits bei der verwandten Familie der Holzwespen (Uroceriden), die ihre Eier tief in festes Holz hineinlegen, die vorderen Gonapophysen zu einem überaus festen und langen Legebohrer geworden sind, dessen hin und her schiebende Sägeblätter in relativ kurzer Zeit ein tiefes Loch in das Holz hineinbohren können. Die übrigen Teile des Legeapparates sind, indem sie sich mit ihren Hälften zusammenfügen, eigentlich nur noch Schutzscheiden für den Sägeapparat. So zunächst die mittleren Gonapophysen, die zu einer die Sägeblättchen führenden Rinne geworden sind, so vor allem die hinteren Gonapophysen, welche eine wirkliche Schutzscheide darstellen. Als Träger und Verbindungsstücke dieser einzelnen Abschnitte dienen die zugehörigen beiden Abdominalsegmente, in besonders bemerkenswerter Weise das neunte Segment, das in seiner Rückenschuppe das sogenannte Epipygium vorstellt, in seiner Bauchschuppe mit den hinteren Gonapophysen verschmilzt.

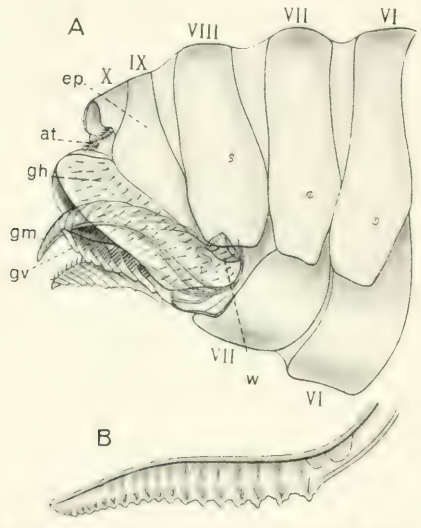


Fig. 488. Legeapparat der weiblichen Blattwespen: A Abdominalende einer weiblichen Blattwespe (Hylotoma pagana) in seitlicher Ansicht, B eine einzelne Sägeplatte des Legeapparates von Hylotoma. (A nach Zaddach[18], B nach Lacaze-Duthiers[18]) at Analtaster, ep Epipygium, gh hintere, gm mittlere, gv vordere Gonapophysen, w Winkelstück, VI—X Abdominalsegmente.

Die Einbeziehung von Teilen der letzten Abdominalsegmente in den Mechanismus des Legeapparates schreitet weiter fort, sie führt bereits bei den Schlupf-

wespen (Ichneumoniden)[19] zu einer völligen Umgestaltung dieser hinteren Segmente. Zwar der eigentliche Legeapparat bietet uns nichts grundsätzlich Neues (Fig. 489). Das Besondere ist zunächst nur seine Ausbildung zu einem typischen Legestachel, an dessen Zusammensetzung die vorderen und mittleren Gonapophysen sich beteiligen. Erstere liefern die eigentlichen Stechborsten oder Stachelgräten, entsprechend den Sägeblättern der Blattwespen, letztere verwachsen zu einer einheitlichen Stachelschiene oder Stachelrinne, welche die Stachelgräten mit übergreifenden Rändern aufnimmt und so eine sichere Führung schafft, in der jene sich leicht hin und her bewegen können. Die hinteren Gonapophysen bilden wiederum Schutzscheiden, hier also Stachelscheiden. Dazu tritt aber jetzt noch ein basaler Stützapparat, der, wie gesagt, bei den Blattwespen bereits in seinen Anfängen vorgebildet ist. Stachelschienen wie Stachelgräten weisen an ihren basalen Enden sich auseinander spreizende Bogenfortsätze auf, und von diesen verbinden sich die Bogenfortsätze der Stachelschienen mit den sog. oblongen Platten, welche als umgebildete Bauchschuppe des neunten Abdominalsegmentes nach innen an die Stachelscheiden anschließen, während die Bogenfortsätze der Stachelgräten unter Zwischenschaltung eines Winkelstückes an die sog. quadratischen Platten Anschluß gewinnen, letztere die umgewandelte Rückenschuppe des neunten Abdominalsegmentes, das Epipygium der Blattwespen vorstellend. Oblonge und quadratische Platten umschließen von beiden Seiten her den ganzen basalen Abschnitt des Legeapparates und tragen nicht wenig zur Stütze dieser Teile bei.

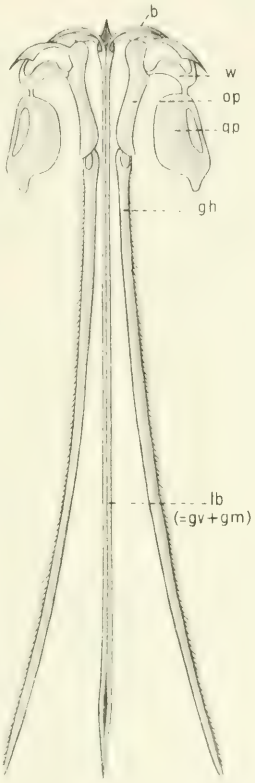


Fig. 489. Legeapparat einer weiblichen Schlupfwespe (Ephialtes manifestator). (Nach Lacaze-Duthiers[18].) b Bogenfortsätze, gh hintere Gonapophyse (= Stachelscheide,) lb Legebohrer (= mittlere (gm) + vordere (gv) Gonapophysen), op oblonge Platten, qp quadratische Platten, w Winkelstück.

Es dient dieser Legebohrer wiederum zur Ablage der Eier, die von den Schlupfwespen fast ausnahmslos in den Körper anderer Insekten eingesenkt werden. Nach seiner Verwendung[20] lassen sich besonders zwei Haupttypen unterscheiden. Beim einen Typus ist der Stachel nur kurz, sind sowohl Stachelgräten wie Stachelschiene mit reihenweise angeordneten Widerhäkchen besetzt. Er dient zum unmittelbaren Anbohren der Haut des angegriffenen Insekts, wobei die Schlupfwespe ihr Abdomen nach vorn unter den Thorax beugt und

in dieser Haltung ihren Stich anbringt (Fig. 490). Die Widerhäkchen des Legestachels sollen wohl ein vorzeitiges Herausgleiten aus der Chitinhaut des angestochenen Insekts verhüten und so die Zeit für die regelrechte Abgabe des Eies gewinnen helfen. Bei einem zweiten Typus ist der Legebohrer ganz exzessiv lang entwickelt, da kann er Körpergröße, ein Mehrfaches derselben, bei tropischen Formen über ein Zehnfaches derselben erreichen. Die Stachelschiene ist hier stets durchaus glatt und die Stachelgräten weisen nur an ihrer Spitze eine scharfzähnige kleine Säge auf. Das Ziel ist auch hier ein anderer Insektenkörper, aber jetzt im besonderen der Körper holzbohrender Insektenlarven. Und um zu deren Bohrgängen vordringen zu können, ist der lange Legebohrer notwendig. Er muß zunächst die äußere trennende Holzschicht durchsetzen und das geschieht in der Weise, daß das Schlupfwespenweibchen an der Stelle der Holzoberfläche, wo es mit Hilfe seiner ständig diese Oberfläche abtastenden Antennen eine verborgen darunter liegende Insektenlarve ausgemacht hat, daß es da den winklig vom Körper

Fig. 490. Schlupfwespenweibchen der Gattung Lysiphlebus, eine Blattlaus anstechend. (Aus Escherich[21].)

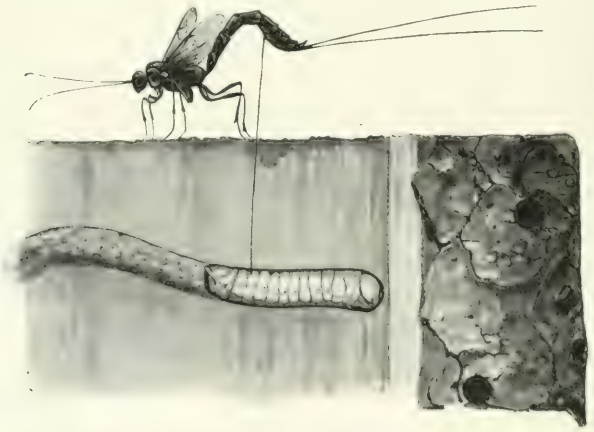


Fig. 491. Weibchen der Schlupfwespe Rhyssa persuasoria, die Larve einer Holzwespe (Sirex gigas) anstechend. (Nach Hesse-Doflein[22].)

abgestellten Bohrapparat ansetzt, unter ständiger Vor- und Rückwärtsbewegung der in der Stachelrinne sicher gleitenden Stechborsten das Holz ansägt und schließlich bis zur ganzen Länge des Legestachels wirklich durchbohrt (Fig. 491). Wenn dann durch diese mühsame und langwierige Bohrarbeit

die Schlupfwespe zu ihrem Ziel, zum Bohrgang der gesuchten Insektenlarve, gelangt ist, so erfolgt die Eiablage durch den langen dünnen Legestachel hindurch, wobei übrigens zumeist nicht der Larvenkörper selbst angestochen wird, sondern die Eier neben ihn in die Holzgalerie abgesetzt werden. Die jungen ausschlüpfenden Schlupfwespenlarven wissen dann später selbst ihre Beute zu finden und sich in deren Haut einzubohren. Die Fürsorge der Mutter hat ihnen jetzt nicht nur Schutz geboten, sie sichert ihnen zugleich den Lebensunterhalt für den gesamten larvalen Entwicklungsgang.

Im einzelnen erscheint der Stachelapparat naturgemäß entsprechend den Bedingungen seiner unmittelbar gestellten Aufgabe mannigfach modifiziert. So ist der eigentliche Stachel in dem erstgenannten Typus dünn und fein, wenn es sich darum handelt, weichhäutige Insekten, wie etwa Schmetterlingsraupen, anzustechen, er ist stark und kräftig, wenn die hartschalige Chitinwand von Schmetterlingspuppen durchbohrt werden muß. Er büßt seine Stechfunktion

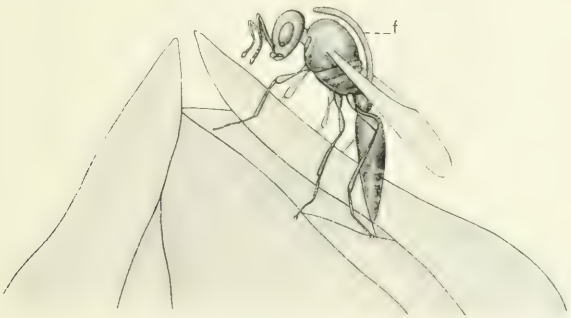


Fig. 492. Weibchen von Inostemma piricola, den Legebohrer in eine Birnblütenknospe einsenkend. (Nach Marchal[24].) f Abdominalfortsatz.

ganz ein bei den Tryphoninen, wo die Eier an der Haut von Raupen außen angeklebt werden und der Stachel nur noch die Führung der an seiner Außenfläche entlang gleitenden Eier übernimmt (vergl. S. 534, Fig. 520)[23]. Und im genauen Gegensatz dazu sehen wir bei anderen Formen akzessorische Neubildungen in Verbindung mit dem Legeapparat auftreten. Am auffallendsten geschieht das wohl bei der zur Familie der Platygastren gehörigen Inostemma piricola[24]. Da trägt das Weibchen (Fig. 492) einen von der Dorsalfläche des ersten Abdominalsegmentes entspringenden starren Chitinfortsatz, der sich nach vorn über den Thorax bis zum Kopf hinneigt und eine Scheide zur Aufnahme des ganz außerordentlich langen und dünnen Legebohrers darstellt. Die bedeutende Länge dieses letzteren erklärt sich daraus, daß er die noch geschlossenen Knospen von Birnblüten durchstoßen muß, um zu den im Inneren derselben befindlichen Eiern einer Gallmücke zu gelangen, in welche hinein die Eiablage stattfindet.

Maximalste Ausbildung erfährt der Komplex der basalen Stützplatten am Legeapparat der Gallwespen (Cynipiden)[25]. Der eigentliche Legebohrer

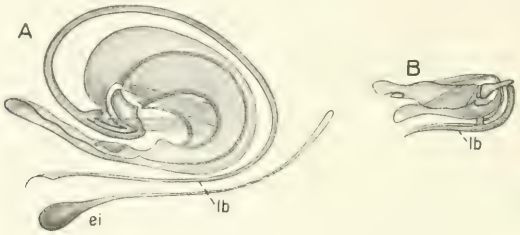


Fig. 493. Legeapparat von Gallwespenweibchen: A von Neuroterus laeviusculus, B von Spathegaster albipes. (Nach ADLER[25].) ei Eizelle, lb Legebohrer.

setzt sich wiederum aus einer Stachelschiene, den verwachsenen mittleren Gonapophysen, und aus den eigentlichen Stechborsten, den vorderen Gonapophysen, zusammen. Daran schließen sich nach innen die oblongen und quadratischen Platten an (Fig. 493 A), nicht selten von so gewaltigem Umfang, daß sie fast Körperlänge erreichen (Fig. 494) und in eingezogenem Zustand einen großen Teil des Abdomens erfüllen. Das Ganze dient jetzt wiederum zum Anstechen von Pflanzenteilen und in Übereinstimmung mit der zu bewältigenden Aufgabe erscheint der Legestachel kurz und gedrungen, wenn er nur die Blattepidermis zu durchschneiden hat, wie bei Spathegaster beispielsweise (Fig. 493 B), erscheint er außerordentlich lang, dünn und geschmeidig, wenn er tief in das Innere von Knospen eindringen muß, wie zum Beispiel bei Neuroterus (Fig. 493 A). Doch sind nicht immer diese Beziehungen genau gewahrt, es besitzt Cynips calicis einen sehr mächtigen Legebohrer und hat doch nur die winzigen männlichen Blüten der Eichen anzustechen. Den Vorgang der Eiablage selbst möge uns in einem besonderen Beispiel Neuroterus lenticularis verständlich machen (Fig. 494). Die Gallwespe setzt sich auf einer kräftigen Winterknospe der Eiche nieder, sucht zunächst die Spitze ihrer feinen Legeröhre zwischen zwei Knospenschuppen einzuschieben und läßt, wenn dies gelungen ist, die Legeröhre an denselben entlang bis zur Knospenachse hinabgleiten. Dann wird die Spitze in scharfem

Fig. 494. Weibchen von Neuroterus lenticularis, eine Eichenknospe anstechend. (Nach BEYERINCK, 1883[25].) ei abgelegte Eizelle, op oblonge, qp quadratische Platte. Die Knospe ist bis auf die Spitze der Länge nach durchschnitten gedacht, die Legeröhre ist tiefschwarz gehalten.

Winkel umgebogen, direkt in das Pflanzengewebe eingeführt und bis zur Ansatzstelle der jungen grünen Blattanlagen durchgestoßen. Die angewandte Kraft ist so groß, daß unter dem starken Druck nicht nur die Legeröhre, sondern auch die Stützplatten aus dem Körper weit vorgetrieben werden. Jetzt erst beginnt die eigentliche Ablage des Eies . Das Ei selbst (Fig. 493 A) besteht aus dem Eikörper und einem langen Eistiel. Ersterer ist zu umfangreich, als daß er in dem feinen Innenkanal der Legeröhre Platz fände, es wird daher nur der Eistiel aufgenommen, bez. in die Spalte zwischen den beiden Stechborsten eingeklemmt, während der Eikörper außen hängen bleibt und in dieser Lage am Legebohrer entlang gleitet. Dieser selbst ist inzwischen aus dem Stichkanal zurückgezogen worden, der Eikörper tritt in den freien Stichkanal ein und wird von dem nachfolgenden Legebohrer bis zum Ende des Kanals geschoben, während der Eistiel beim endgültigen Zurückziehen des Legebohrers den Stichkanal selbst ausfüllt. Die außerordentliche Sorgfalt, welche auf die genaue Lagerung des Eies innerhalb des Pflanzenkörpers verwendet wird, soll auch hier dem Ei nicht nur einen geschützten Ort für seine ungestörte Entwicklung geben, sie schafft zugleich in der durch diese Plazierung letzten Endes angeregten Gallenentwicklung die Grundlagen für die Ernährung der späteren Larve. Nicht immer ist dann übrigens der Weg, den Legebohrer und Ei im Pflanzengewebe zurückzulegen haben, ein derart komplizierter. Wenn der Stachel kurz und gedrungen gestaltet ist, wird er einfach senkrecht auf die Oberfläche des betreffenden Pflanzenteiles aufgesetzt und geradenwegs eingebohrt, so besonders an Blättern, gelegentlich aber auch an Knospen.

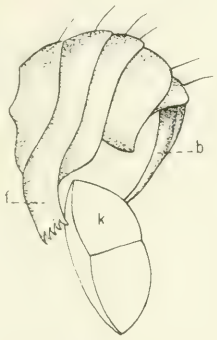


Fig. 495. Seitliche Ansicht des Abdomens einer weiblichen Neocelatoria ferox, mit dem Bohrapparat einen Chrysomelidenkörper umfassend. (Nach W. R. Walton aus Baer[26]). b Bohrapparat, f Fortsatz des zweiten Abdominalsegments, k Käferkörper in Queransicht.

Inwiefern morphologisch die legebohrerartigen Instrumente mancher weiblicher Tachinenfliegen[26] mit den geschilderten Bildungen in Zusammenhang zu bringen sind, ist noch wenig geklärt, sehr wirksame Apparate zum Anbohren anderer Insektenkörper sind aber auf jeden Fall auch hier aus Umbildungen abdominaler Körperteile hervorgegangen. Man sehe sich daraufhin nur etwa die weiblichen Legeapparate amerikanischer Tachinen an. Neocelatoria ferox schmarotzt an einem festgepanzerten Chrysomeliden. Es trägt das Weibchen dieser Tachine zunächst zum Durchbohren der harten Flügeldecke des Käfers einen langen, gebogenen, sehr stark chitinisierten Bohrer an der Spitze des Hinterleibes, es zeigt sich gleichzeitig sein zweites Abdominalsegment ventralwärts in einen starken seitlich zusammengedrückten, am freien Rande mit spitzigen Dornen besetzten Fortsatz ausgewachsen. Legebohrer und Fortsatz arbeiten zusammen, sie fassen zwischen sich den Käferkörper (Fig. 495), wirken wie eine Lochzange und lassen in der Flügeldecke des Käfers ein

Loch zurück, durch welches hindurch die junge Fliegenlarve in das Innere gleiten kann.

Es kann sich endlich der Körperbezirk, aus dessen Umbildung ein Ovipositor hervorgeht, noch mehr einengen, er kann sich beschränken auf die ausführenden Abschnitte der peripheren Geschlechtswege selbst. Wir haben schon einmal bei einer früheren Gelegenheit (im 6. Kapitel, S. 110) gesehen, wie einfache Verlängerungen der Umgebung des Genitalporus zur Ausbreitung der Geschlechtsprodukte mithelfen konnten, im Zusammenhange dieses Kapitels wären noch einige spezialisiertere Vorrichtungen zu besprechen, die im besonderen einer einseitig angepaßten Unterbringung der Eier dienen. Das Weibchen unseres Bitterlings, Rhodeus amarus[27], läßt zur Laichzeit im Frühjahr und Sommer aus

Fig. 496. Weibchen von Rhodeus amarus mit ausgestreckter Legeröhre. (Nach v. Siebold[28].)

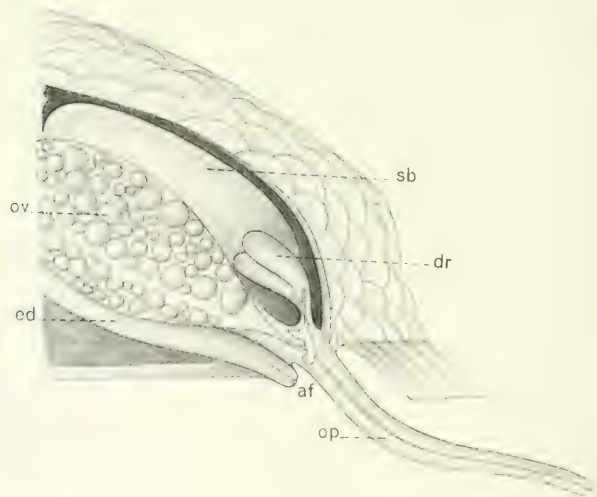


Fig. 497. Abdominalorgane eines weiblichen Rhodeus amarus zur Laichzeit. (Nach Olt[27].) af After, dr Anhangsdrüsen, ed Enddarm, op Ovipositor, ov Ovarium, sb Schwimmblase.

der hinteren Bauchregion ein langes Rohr von weicher Beschaffenheit nachschleppen (Fig. 496), das für den übrigen größeren Teil des Jahres auf einen kleinen stumpfen Fortsatz reduziert erscheint. Das Rohr stellt eine Legeröhre dar, deren Zusammenhang mit dem Genitalapparat folgender ist (Fig. 497).

Das unpaare Ovarium geht peripherwärts in einen engen Ovidukt über, der zunächst in eine, den Mündungsgang zweier Anhangsdrüsen aufnehmende sackartige Erweiterung führt, sich aber dann jenseits derselben als das gleiche enge Rohr fortsetzt und als solches auch in die Legeröhre eintritt, dieselbe der ganzen Länge nach durchziehend und an ihrer Spitze ausmündend. Die Legeröhre selbst stellt nichts anderes dar als eine enorm verlängerte Genitalpapille, eine Erhebung der äußeren Haut, die aus Epidermis und sehr gefäßreicher Cutis besteht. Der Verlauf der Eiablage ist nun derart, daß das zunächst aus dem Ovarium in die sackartige Erweiterung eingetretene Ei von hier in die Legeröhre geschoben und dann unter Wirkung eines besonderen Sphinktermuskels zusammen mit Sekreten der Anhangsdrüsen blitzschnell durch dieselbe hindurch getrieben

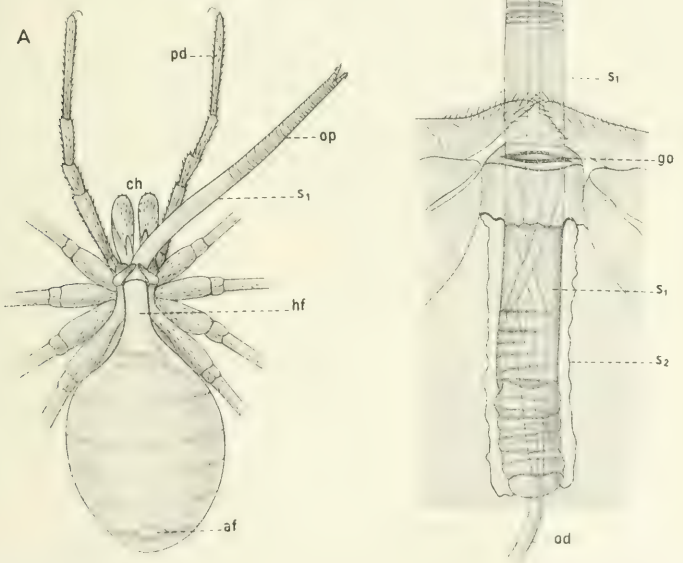


Fig. 498. Legeapparat von Phalangium: A Weibchen von Phal. cornutum, von der Ventralseite mit voll ausgestreckter Legeröhre; B zur Hälfte entfaltete Legeröhre von Phal. parietinum. (Nach DE GRAAF[29].) af After, ch Cheliceren, go weibliche Geschlechtsöffnung, hf vorderer Abdominalfortsatz, od Eileiter, op die eigentliche Legeröhre, pd Pedipalpen, $s_{1,2}$ die umstülpbaren Scheiden, z Endzapfen.

wird, wobei eine erektionsartige Streckung der gesamten Legeröhre zu beobachten ist. Und dieses gestreckte Rohr zielt nun in dem Moment, wo es von dem Ei passiert wird, mit seiner Spitze nach der offenen Kloakenöffnung einer Muschel (Unio oder Anodonta), stößt das Ei in diese Öffnung hinein und gibt ihm so Gelegenheit, in die Interlamellarräume der Muschelkieme zu gelangen, wo es unter trefflichen äußeren Existenzbedingungen seine Embryonalentwicklung durchlaufen kann. Hier sind die Eier geschützt gegen jeglichen äußeren feindlichen Angriff, hier sind sie umspült von einem stetigen Strom frischen Atemwassers. Es hat ihnen also die Fürsorge des mütterlichen Organismus eine sichere Brutstätte geschaffen.

Ein zweiter Fall betrifft eine ganz andere Tiergruppe, Vertreter der Spinnentiere aus der Familie der Phalangiden[29]. Da schließt sich an die auf der Spitze eines nach vorn gerichteten Abdominalfortsatzes gelegene weibliche Geschlechtsöffnung eine langzylindrische, ein- und ausstülpbare Röhre an, welche in völlig

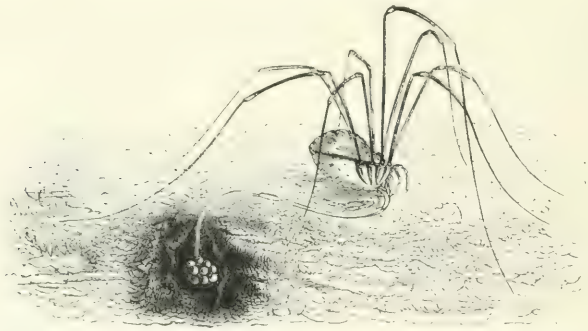


Fig. 499. Weibchen von Leiobunum hemisphaericum bei der Eiablage. (Nach Henking[29].)

ausgestrecktem Zustande mehr als Körperlänge erreichen kann (Fig. 498A). Diese Röhre ist wiederum eine Legeröhre, sie darf als unmittelbare Fortsetzung des peripheren weiblichen Genitalweges aufgefaßt werden, erscheint in ihrer äußeren Hälfte durch ein System gegeneinander beweglicher kräftiger Chitinringe gefestigt und ist proximalwärts in ein doppeltes System weichhäutiger Scheiden zusammenfaltbar. Das ermöglicht, die Legeröhre im Ruhezustand völlig unter den vorspringenden Abdominalfortsatz zurückzuziehen, während ein Ausrollen eben dieser faltigen Scheiden ihr im Augenblick der Betätigung eine enorme Streckung ermöglicht (Fig. 498B), was beides unter der Mitwirkung einer stark entwickelten Eigenmuskulatur geschieht. Durchzogen ist die Legeröhre ihrer ganzen Länge nach von dem Eileiter, der schließlich an der Spitze zwischen zwei zangenartigen, gegliederten und mit Tastorganen besetzten Zapfen ausmündet. Das Ganze stellt ein außerordentlich bewegliches Organ dar, das im Augenblick der Eiablage zunächst das Erdreich nach geeigneten Orten ab-

tastet, dann sich tief in die für tauglich befundene Spalte einsenkt und in dieselbe die Eier hineingleiten läßt (Fig. 499).

Eine höchst eigenartige Funktionsänderung hat der Legeapparat der Hymenopteren in der Gruppe dieser Insektenordnung erfahren, die man als Stachelträger (Aculeata) jenen Trägern von Legebohrern (Terebrantia) gegenübergestellt hat, bei den Wespen, Bienen und Ameisen. Der Legebohrer ist zu einer Waffe, zu einem Giftstachel geworden, zu einer Waffe, die nun im Gegensatz zu den sexuellen Waffen der Männchen einen rein weiblichen Besitz darstellt. Morphologisch[30] begegnen wir allen den Bestandteilen wieder, die wir nun zur Genüge schon kennen. Das Besondere ist zunächst nur, daß der gesamte Stachel-

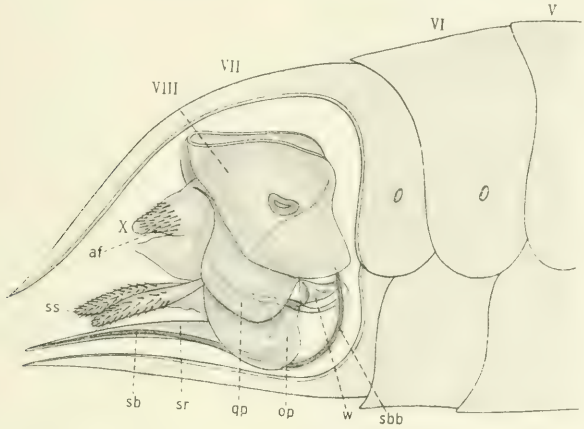


Fig. 500. Hinterende des Abdomens einer weiblichen Vespa media mit dem Stachelapparat, in Seitenansicht. (Nach ZANDER[30].) af After, op oblonge Platte, qp quadratische Platte, sb Stechborsten, sbb Bogenfortsatz der Stechborste, sr Stachelrinne, ss Stachelscheiden, w Winkelstück, V—X Abdominalsegmente.

apparat in eine Höhlung am Hinterende des Abdomens versenkt erscheint, insofern Rücken- und Bauchschuppe des siebenten Abdominalsegmentes sich über ihn hinwegschieben und ihn einschließen (Fig. 500). Der Stachelapparat selbst bedarf nur weniger erläuternder Bemerkungen zur Ergänzung. Bei den Wespen läßt sich noch in verschiedenen Stufen die Herausbildung der quadratischen Platten aus dem Epipygium, der Rückenschuppe des neunten Abdominalsegmentes, verfolgen. Die ursprüngliche Verbindung der beiderseitigen quadratischen Platten ist bei Vespa noch durch einen schmalen dorsalen Fortsatz angedeutet (Fig. 500), es ist diese Verbindungsbrücke bei Grabwespen, wie etwa bei Ammophila, noch völlig erhalten. Der ganze Stachelapparat erreicht wohl den Höhepunkt seiner Entwicklung bei den Bienen, die Beschreibung, welche

oben von dem Legeapparat der Schlupfwespen gegeben worden ist, läßt sich in allem auch auf ihn anwenden (Fig. 501) und alle Abweichungen sind nur geringfügiger Art. Besonders stark gesichert ist die Führung der Stechborsten innerhalb der Stachelrinne durch eine Vorrichtung, wie sie im übrigen auch am Legeapparat von Terebrantien und anderen Insekten angetroffen wird. Die Stachelrinne trägt nämlich auf ihrer Unterseite jederseits zwei schienenartige Längsleisten und in diese Längsleisten greifen entsprechende Vertiefungen in Form ausgesparter Rinnen auf der Oberkante jeder Stechborste ein (Fig. 502). In solch sicherer Führung gleiten die Stechborsten auf der Stachelrinne hin und her.

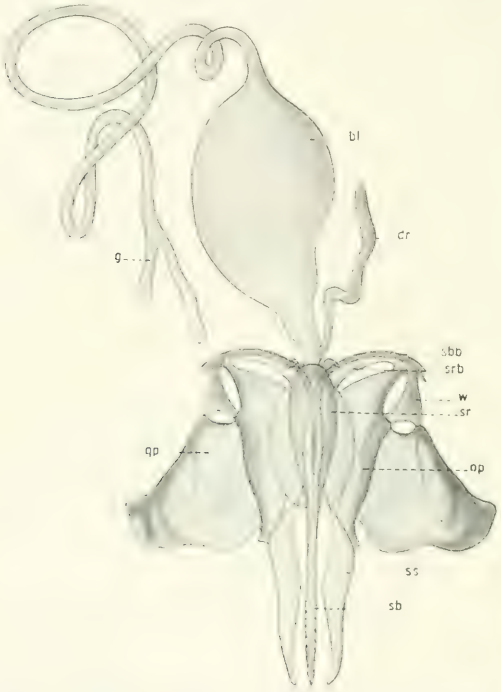


Fig. 501. Stechapparat einer Honigbiene (Arbeiterin), von der Ventralseite gesehen. (Kombiniert nach Kraepelin[18] und Zander[17].) bl Sammelblase, dr Anhangsdrüse, g Giftdrüse, op oblonge Platte, qp quadratische Platte, sb Stechborsten, sbb Bogenfortsatz der Stechborste, sr Stachelrinne, srb deren Bogenfortsatz, ss Stachelscheide, w Winkelstück.

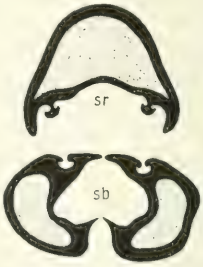


Fig. 502. Querschnitte durch Stachelrinne (sr) und Stechborsten (sb) des Stechapparates einer Honigbiene. (Nach Zander[17].)

Was diesen ganzen Apparat besonders auszeichnet und zu einer Waffe macht, das ist der Besitz einer Giftdrüse. Dieselbe besteht bei der Honigbiene (Fig. 501) aus einem langen aufgeknäuelten, am Ende gablig gespaltenen Drüsenschlauch, der unter Vermittelung einer birnförmigen Sammelblase in den Stachelapparat mündet. Im Momente des Stiches wird zunächst die Stachelrinne in die Haut des Feindes zusammen mit den Stechborsten eingestoßen, dann beginnen die letzteren unter ständigem Vor- und Rückwärtsgleiten sich mit Hilfe ihrer Widerhaken tiefer und tiefer einzubohren und leiten dabei zugleich das Gift-

sekret, ein Alkaloid von noch unbekannter chemischer Konstitution, in die Wunde hinein. Man darf aber diese Giftdrüse durchaus nicht etwa als eine Neuerwerbung der Aculeaten ansehen, sie ist vielmehr, ebenso wie eine neben ihr einmündende schlauchförmige Anhangsdrüse, bereits am Legeapparat der Terebrantien vorgebildet, im besonderen bei den Ichneumoniden[31]. Es dient da bei den Tryphoninen das zähe in den Stachelgang ergossene Sekret der büschelförmigen, mit einer wohl entwickelten Sammelblase versehenen Drüse dazu, die Eistiele durch den Stachelgang hindurch nach der Stachelspitze hin zu schieben, hat somit unmittelbaren Anteil an dem Mechanismus der Eiablage selbst.

Der als Waffe dienende Stechapparat der Aculeaten ist also durch einfache Funktionsänderung aus einem alle seine Teile bereits aufweisenden Legeapparat hervorgegangen. Mit der Eiablage als solcher soll er bei den Wespen gar nichts mehr zu tun haben[32], wogegen bei der Honigbiene Stachelrinne und Stachelscheiden sich zum wenigsten als lose Führungen dem austretenden Ei von oben und den Seiten her anlegen[17]. Die Hauptbedeutung des Stechapparates ist aber auf alle Fälle die einer Waffe, und zwar einer Waffe, deren Anwendung weniger der Erhaltung der eigenen Individualität, als vielmehr der Erhaltung der Nachkommenschaft gilt. Am unmittelbarsten gegeben ist diese Beziehung bei den Grabwespen (Crabroniden), wo der Giftstachel so gut wie ausschließlich zur Bewältigung und Lähmung der Beutetiere (Spinnen, Grillen, Raupen usw.) dient, die der jungen Wespenbrut als Nahrung geboten werden. Hier ist der Stachel also eine Angriffswaffe, bei den echten Wespen und bei den Bienen dagegen so gut wie ausschließlich eine Verteidigungswaffe. Aber auch diese Verteidigung gilt in geringerem Maße der eigenen Persönlichkeit, in weit höherem Maße der Brut, bez. dem Sitz des sozialen Gemeinwesens, dessen Mittelpunkt in allem Geschehen eben die Brut darstellt. Das sind dann Erscheinungen, die uns bereits zu dem Inhalt der nächstfolgenden Kapitel überleiten.

Bei manchen sozialen Hymenopteren erleidet der Giftstachel eigenartige Rückbildungen. So zunächst bei den Ameisen[33], wo ein solcher Stachel nur noch bei den Myrmicinen, Ponerinen und Dorylinen wohlentwickelt ist, wo er dagegen bei den Formicinen als Stechapparat überhaupt nicht mehr verwendet werden kann. Er dient hier in seinen rudimentären Stücken nur noch als Stützapparat des Ausführganges der Giftdrüse. Diese hat sich erhalten, sie ist zu einem voluminösen, sehr leistungsfähigen Organ geworden, dessen scharfes Giftsekret weithin dem Feinde entgegen gespritzt wird. Die Waffe haben also diese Ameisen trotz fehlenden Stachelapparates nicht eingebüßt. Anders dagegen bei einer Gruppe tropischer sozialer Bienen, bei den Meliponinen[34]. Da ist jegliche Funktion des nur noch in rudimentären Resten nachweisbaren Stechapparates in Wegfall gekommen, geblieben ist nur die Wehrhaftigkeit. Mit heftigen Bissen ihrer Oberkiefer suchen sich diese Bienen des Angreifers zu erwehren, lassen dabei gleichzeitig ein Speichelsekret in die verursachten Wunden fließen und können so, wie es namentlich von den Trigonen gilt, selbst auf der Haut des Menschen empfindlich schmerzende Entzündungen hervorrufen. An Mitteln zur Verteidigung ihrer Gemeinwesen fehlt es also auch den Meliponinen nicht.

20. Kapitel

Die Verwendung des elterlichen Körpers im Dienste der Brutpflege

I. Die Gewährung von Schutz und günstigen Außenbedingungen

Beziehungen zwischen Gametocytenträger und Nachkommenschaft. — I. Stufe: Beanspruchung des Elternkörpers durch den Nestbau, bei Fischen und Vögeln. Verwendung von Wachssekreten bei Insekten. — II. Stufe: Erste Form dauernder Berührung zwischen Elternkörper und Brut, zum Schutz der Brut, zur Versorgung mit Atemwasser, zum Bebrüten unter Entwicklung höherer Temperatur. Brutflecke des Vogelkörpers. — III. Stufe: Anschluß der Brut an Hüllen- und Schalenbildungen des Muttertieres, Anschluß an den Körper des Muttertieres selbst. Befestigung der Brut am Elternkörper durch Sekrete. — IV. Stufe: Der Elternkörper als passives Substrat der Brut, bei Echinodermen und Ringelwürmern, bei Zecken und Insekten, bei Fröschen. — V. Stufe: Aktive Betätigung des Elternkörpers am Tragen der Brut. Mittätige Beihilfe der Extremitäten bei Spinnen und Pantopoden, bei echten Krebstieren. — VI. Stufe: Herausdifferenzierung besonderer Organe zum Tragen der Brut. Oberflächliche Brutkammern der Echinodermen. Tragstiel des Kurtus gulliveri. Haut-Bruttaschen der Frösche. Brutwaben der Pipa americana. Brutwaben und Bruttaschen der männlichen Lophobranchier. Tragstiele der Weibchen von Aspredo und von Solenostoma. Brutlamellen und Brutkammern der Amphipoden und Isopoden, der Nebalien, Cumaceen und Schizopoden. Die Bruteinrichtungen der parasitischen Isopoden, Umgestaltung des Körpers ihrer bruttragenden Weibchen. — VII. Stufe: Bruträume in Form von Einsenkungen der äußeren Körperoberfläche, bei irregulären Seeigeln, Aktinien, Brachiopoden und Holothurien. Brutschläuche der Isopodenfamilie der Sphaeromiden. Marsupium der Monotremen und Beuteltiere. Bruträume der Cladoceren und Ostracoden, einiger Copepoden (der Ascidiocoliden). — VIII. Stufe: Verwendung von Innenräumen des elterlichen Körpers zur Brutpflege. Beanspruchung des Gastrovaskularraumes für die Brut bei Korallentieren und der Rippenqualle Tjalfiella, ebensolche Verwendung von Magenblindsäcken bei Seesternen, von Peribranchial- und Kloakenräumen bei Ascidien. Maulbrutpflege bei Knochenfischen. Brutsack des männlichen Nasenfrosches, Rhinoderma darwini. Kiemenbrutpflege der Najaden und Sphaeriiden. Die bursalen Bruträume der Schlangensterne. Operkularbrutraum von Spirorbis-Arten. — IX. Stufe: Teile des Genitalsystems als Brutorgane. — Ausprägung von Bruteinrichtungen an Gametocytenträgern zweiter Ordnung, erläutert an den Beispielen von Hydropolypen (Myriothela) und ektoprokten Bryozoen (Bugula).

Auf zweckmäßige Ablage der Eier hinzielende Einrichtungen und Verrichtungen des weiblichen Organismus lassen wohl noch eine Deutung im Sinne eines sich betätigenden Geschlechtstriebes als Wirkungen letzter ausklingender Phasen des Detumeszenzverlangens zu, es fehlt ein solcher Zusammenhang völlig in der Teilnahme, welche die zeugenden Eltern ihrer Nachkommenschaft

auf deren weiterem Lebensweg erweisen. Weit ferner als jene Bemühungen um die erfolgreiche Vereinigung der Geschlechtsprodukte müssen dem Gametocytenträger Sorgen irgendwelcher Art um das neu entstehende Individuum liegen. Und doch gehören auch sie schließlich in den Bereich der konsequenten Durchführung seiner übernommenen Aufgaben. Deren letztes Ziel und letzter Sinn ist die Erschaffung einer neuen Generation. Erste Vorbedingung dazu ist die Befruchtung, wir haben gesehen, welche Fülle von Einrichtungen und Anpassungen einzig und allein ihrer Sicherung zur Verfügung stehen. Es vermag dann das befruchtete Ei sehr wohl losgelöst von jeglicher Beziehung zum Körper des Gametocytenträgers seinen weiteren Weg zur Herausbildung eines neuen Individuums zu gehen, es kann dieser Weg außerordentlich erleichtert und gesichert werden, wenn der im Kampfe um die Selbsterhaltung gestählte und erprobte Elternorganismus ihm seine Hilfe dabei leiht, sei es der mütterliche oder der väterliche. Sehr bald genügt dann der Form und der Stärke dieser Betätigung nicht mehr der Elternorganismus in seiner einfachen Gestalt, es werden neue Einrichtungen hinzu erworben die im besonderen einzig und allein der Durchführung der nun noch neu hinzugetretenen Aufgaben einer Brutfürsorge dienen. Und das ist es, was uns jetzt in erster Linie zu interessieren hat.

Fig. 503. Nest des Seestichlings. (Nach Möbius[2].)

I. Stufe. Als solche Beihilfe müssen zunächst alle die vorbereitenden Handlungen angesehen werden, welche besondere Gelegenheiten zur räumlichen Unterbringung der Eier schaffen. Sie äußern sich wohl am auffälligsten in den Nistgewohnheiten vieler Tiere, in der Errichtung von Nestern zur Aufnahme der Eier, wie wir es in unendlicher Mannigfaltigkeit bei so verschiedenen Tiergruppen antreffen[1]. Und schon die Erfordernisse des Nestbaues können auf den Körper der Geschlechtstiere umgestaltend einwirken. Der Seestichling (Spinachia vulgaris)[2] ballt Seegras und andere Meerespflanzen zu einem rundlichen Nest zusammen, umspinnt diese Pflanzenmassen wie auch die dazwischen abgesetzten Eier zur sicheren Festigung mit weißen

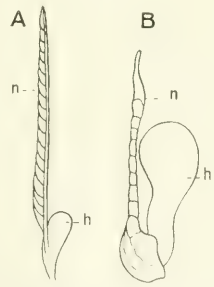


Fig. 504. Niere und Harnblase eines weiblichen (A) und eines männlichen (B) Seestichlings. (Nach Möbius[2].) h Harnblase, n Niere.

silberglänzenden Fäden (Fig. 503). Den ganzen Nestbau besorgt einzig und allein das Männchen, das Material der Spinnfäden liefert seine Niere. Zur Fortpflanzungszeit erscheint dieselbe in ihrem kaudalen Teile sowie in der Harnblase auffallend vergrößert (Fig. 504), die Harnblase ist an Stelle der Harnflüssigkeit von einem weißlichen klebrigen, fadenziehenden Schleim erfüllt, dem Produkt der zu Schleimzellen umgewandelten Epithelien der gewundenen Nierenkanälchen, und erst nach der Fortpflanzungszeit nimmt die Niere wieder ein normales Aussehen an. In einem anderen Falle, bei den Makropoden[3], sind es stark entwickelte Schleimzellen der Mundhöhle, welche dem Fischmännchen das Material für den Aufbau eines blasigen Schaumnestes liefern. Von der Wasseroberfläche aus aufgeschnappte Luft wird unter Wasser in Form kleiner Luftblasen ausgestoßen. Letztere steigen, jetzt umschlossen von einem feinen Häutchen aus Speichelsekret, an die Oberfläche empor und fügen sich hier zu einer schaumartigen Schicht aneinander, die dann zur Aufnahme der Eier dient. In ganz ähnlicher Weise ist solchen Zwecken nutzbar geworden der Körper der Salangane (Collocalia), also einer Vogelgruppe[4]. Es kleben diese mit unseren Seglern verwandten Vögel ihre kleinen schalenförmigen Nester an Felswände an, sie erbauen sie aus dem Sekret ihrer während der Brutzeit zu mächtigen Wülsten angeschwollenen Speicheldrüsen (Glandulae sublinguales). Deren Sekret, das man alsdann im vorderen Teil der Mundhöhle stets in Massen angesammelt findet, bildet einen dicken zähen, fadenziehenden Schleim, der an der Luft sehr bald eintrocknet und verhärtet und so ein widerstandsfähiges Nestmaterial abgibt, das von Collocalia nidifica ausschließlich, von Coll. fuciphaga unter Beimischung von Pflanzenteilen verwendet wird. Ist der Nestbau vollendet, so bilden sich die Speicheldrüsen wieder auf einen ziemlich normalen Umfang zurück.

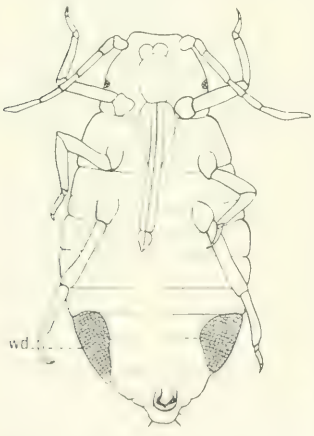


Fig. 505. Weibchen von Mindarus abietinus von der Ventralseite. (Nach Nüsslin[5].) wd Wachsdrüsenfeld.

Der Fürsorge um zweckmäßige Unterbringung der Eier dient das Wachssekret zweier Drüsenfelder, die bei den Weibchen der Blattlausgattung Mindarus an den ventralen Seitenrändern des fünften und sechsten Abdominalsegmentes sich finden (Fig. 505)[5]. Wachsabscheidungen als Produkt zerstreuter Drüsenzellen sind ja bei Blattläusen sehr weit verbreitet, hier haben die Wachsfäden dieser spezialisierten Drüsenfelder die besondere Aufgabe, die abgelegten Wintereier mit einer Wachsschicht zu überziehen und sie so während der langen Winterruhe gegen Nässe zu schützen, sie zugleich durch eine weißliche Färbung ihrer Unterlage, den Trieben von Weißtannen, möglichst ähnlich zu machen. Und

noch größere Bedeutung haben Wachssekrete für die Brutpflege der staatenbildenden Bienen gewonnen, deren Wachswaben mit ihren Zellen ja in erster Linie als Wiegen der heranwachsenden Brut zu dienen haben[6]. Bei Apis mellifica liegen die wachsbereitenden Drüsenfelder auf den vier hinteren abdominalen Ventralplatten, treten äußerlich als paarige, völlig glatte, von stärkeren Chitinleisten umschlossene Flächen, als sog. Spiegel, hervor (Fig. 506) und setzen sich aus hohen, drüsig entwickelten Hypodermiszellen zusammen (Fig. 507), die ihr Sekret durch feinste Poren des dünnen Chitins der Spiegel hindurch nach außen ergießen. Das abgeschiedene Wachs sammelt sich dann zunächst in den sog. Wachstaschen an, die dadurch entstehen, daß von den Seiten her die Dorsalplatten, von vorn her die nächst vorhergehende Ventralplatte mit ihren Rändern über die Spiegel hinweggreifen und mit ihnen zusammen eine tiefe, nach hinten offene flache Tasche einschließen (Fig. 507). Die hier angehäuften Wachsmassen werden dann von der Biene unmittelbar ergriffen und zum Bau der Wabenzellen verwendet. Überall, wo bei Bienen derartige Drüsenbildungen auftreten, finden

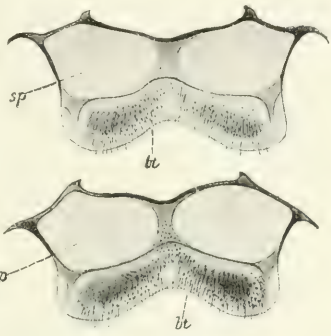


Fig. 506. Dritte und vierte Ventralplatte des Abdomens einer Arbeitsbiene von Apis mellifica, von der Ventralfläche gesehen. (Nach Dreyling[6].) bt hinterer behaarter Teil, sp Spiegel.

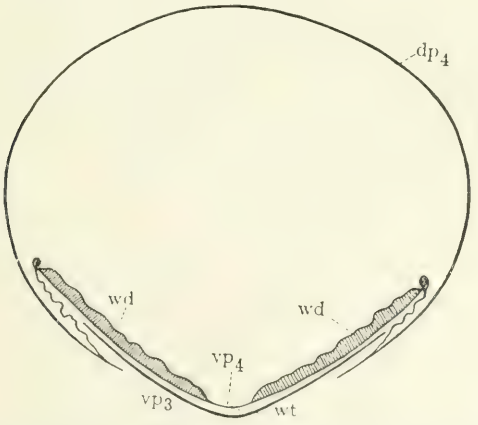


Fig. 507. Querschnitt durch das Abdomen einer Arbeitsbiene von Apis mellifica. (Nach Dreyling[6].) dp_4 vierte Dorsalplatte, $vp_{3,4}$ dritte und vierte Ventralplatte, wd Wachsdrüsenfelder, wt Wachstasche.

sie sich im Bereiche des Abdomens, da allerdings mit mancherlei Modifikationen der Lage und der Form im einzelnen. So liegen die Drüsenfelder bei den südamerikanischen Meliponen und Trigonen auf der Dorsalseite der vier bis fünf hinteren Abdominalsegmente ohne Ausprägung der geschilderten Spiegel, und bei den Hummeln sind Wachsdrüsen fast gleichmäßig über die ganze Rücken- und Bauchseite des Abdomens verteilt. Stets sind sie eine besondere ausschließliche Eigentümlichkeit des weiblichen Geschlechts, bei den höchsten Bienentypen, wie etwa der Apis mellifica, mit der Einschränkung, daß sie hier nur bei den Arbeitsbienen, nie mehr bei den sexuellen Vollweibchen, den Königinnen, auftreten, was bei den Hummeln noch durchaus nicht der Fall ist.

Fig. 508. Weibchen von Cribrella oculata in Brutstellung, im Profil gesehen. (Nach Sars, 1844[11].)

II. Stufe. Berührung zwischen Elternkörper und junger Brut schafft die ersten Anfänge wirklicher Brutpflege. In ihren einfachsten Formen hat diese nur den Sinn einer Überwachung, eines Schutzes gegen feindliche Angriffe. In recht lockerer Verknüpfung von Eltern und Brut bei vielen Fischen[7], wo es besonders die männlichen Tiere sind, welche das Nest mit seinen Eiern und späterhin mit seinen Jungen unter ihre schützende Obhut nehmen, sich ständig in dessen Nähe aufhalten und jeden nahenden Feind in heftigem Angriff zu verjagen suchen. Zu nennen wären da unter den Ganoiden Amia calva, unter den Lungenfischen Protopterus, unter den Knochenfischen aus vielen ihresgleichen heraus Gasterosteus, Eupomotis, Makropodus. Auffallenderweise übernimmt nur ganz vereinzelt das Weibchen eine solche Nestwache, Callichthys pictus sei als solcher Fall angeführt. Es mag das wohl hier, wo es sich um ein förmliches Wachestehen handelt, mit der streitbareren Natur der Fischmännchen in Zusammenhang stehen. Indessen hält bei den sehr viel trägeren Riesensalamandern gleichfalls das Männchen die Wache, hier vor allem gegen die Annäherung eines jeglichen Artgenossen. Letzteres ist durchaus notwendig, hat man doch bei dem Cryptobranchus alleghaniensis beobachtet, wie das den Schutz übernehmende Männchen zu Beginn seiner Wache nicht einmal die eigenen Freßgelüste gänzlich zu unterdrücken vermag und eine Anzahl der ihm anvertrauten Eier verschluckt[8]. Wenn es sich aber dann weiterhin weniger um

Fig. 509. Weibchen einer Baumwanze, des Elasmostethus griseus, seine Eier bewachend. (Aus Heymons[12].)

eine aggressive Verteidigung als vielmehr um ein schützendes Decken der abgesetzten Brut handelt, dann tritt der mütterliche Organismus mit seinem Körper ein, zugleich nun eine sehr viel innigere Berührung herbeiführend. Die Weibchen von Ophryotrocha, einem Anneliden, bleiben tagelang auf ihren Eihäufchen sitzen, sie dergestalt vor den Raubgelüsten kleiner Krebstiere sichernd[9], die weiblichen Cypraeen, marine Schnecken aus der Ordnung der Prosobranchier, decken ihren an verborgenen Orten abgelegten Laich mit ihrem fleischigen Fuß[10], die Weibchen mancher Seesterne, wie der Cribrella oculata, wölben ihre Körperscheibe über den Eimassen zu einem glockenförmigen Behälter empor (Fig. 508) und verharren in diesem Zustande, mit ihren Haftfüßchen festgesaugt an Felsen, ohne Nahrungsaufnahme während der ganzen Embryonalentwicklung der jungen Brut[11]. Handelt es sich um Landtiere, so hält das Weibchen an seinem Eigelege Wache,

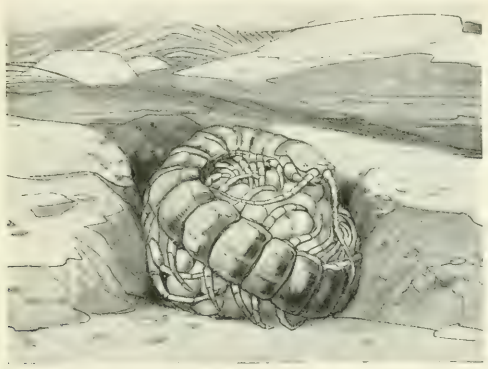


Fig. 510. Weibchen des Skolopenders (Scolopendra cingulata), seine Eier behütend. (Aus Heymons[12].)

wie es beispielsweise von einer einheimischen Baumwanze, dem Elasmostethus griseus, bekannt ist (Fig. 509)[12], oder es rollt sich schützend über seine Eier zusammen. In dieser Haltung treffen wir das Weibchen des Skolopenders seine Eier in der unter Steinen gelegenen Nisthöhle behütend (Fig. 510)[13], in ähnlicher Weise umringeln die Weibchen der den Amphibien zuzurechnenden Gymnophionen ihre Eihaufen in besonders angelegten Erdhöhlen (Fig. 511)[14], ähnliches kennen wir von Riesenschlangen, die sich über ihren abgelegten Eiern zusammenrollen und monatelang in dieser Stellung verharren[15].

In erster Linie gewährt die unmittelbare Nähe des einen der beiden Eltern der jungen völlig wehrlosen Brut Schutz gegen raubgierige Feinde, sie kann aber weiterhin auch die allgemeinen Lebensbedingungen der in Entwicklung begriffenen Keime heben und fördern. Bei Wassertieren sorgt die Mutter vielfach durch fortgesetzte Bewegung ihres Körpers für einen ergiebigen Zustrom

sauerstoffreichen Atemwassers. So bei den Clepsinen, Blutegeln des süßen Wassers, die ihre Eier zunächst auf einer Unterlage absetzen, sich dann mit ihren Saugnäpfen über dem Laich fixieren und nun ständige undulierende Bewegungen mit ihrem Körper ausführen, derart einen ununterbrochenen Strom frischen Atemwassers über die Eier hinweg leitend[16]. Bei einem polychäten Anneliden des Meeres, bei Micronereis variegata[17], führen solche Bemühungen der Mutter zu einer förmlichen Umgestaltung ihres Körpers. Der Wurm zieht in steter schleppender Bewegung seinen Körper über den in eine Schleimmasse eingehüllten Laich hinweg und dieses fortwährende Nachziehen des Körpers hat eine fast degenerative Streckung desselben in seinen einzelnen Teilen zur Folge. Das Weibchen eines Tintenfisches, des Octopus vulgaris, behütet wochenlang seine von einem schützenden Steinwall umgebenen Eierträubchen und bespült

Fig. 511. Weibchen der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus, seine Eier umschließend. (Nach Sarasin[14].)

sie dabei mit einem ständigen Wasserstrom[18]. Die brutbewachenden Männchen vieler Knochenfische unterhalten zugleich durch ihre Flossenbewegung einen steten Strom frischen Wassers, namentlich dann, wenn das Nest in Felsspalten (Blennius sphynx)[19] oder in leere Muschelschalen (Gobius minutus)[20] angelegt worden ist. Das Männchen des Riesensalamanders (Megalobatrachus maximus) schiebt sich zu Beginn seiner Wache mitten in die Laichmassen hinein und sorgt durch pendelartige Bewegungen seines Körpers dafür, daß eine konstante Wasserströmung stetig neuen Sauerstoff den auf- und abbewegten Eiern und Embryonen zuführt[21].

Es kann weiter die Nähe des mütterlichen Körpers zur Erhaltung des notwendigen Feuchtigkeitsgrades dienen. Es mag das gelten für den schlammige Gewässer bewohnenden Aalmolch (Amphiuma), der sich auf dem Lande in einem

verborgenen Schlupfwinkel über seinen Eischnüren aufrollt[22], es mag das gelten für die oben bereits genannten Gymnophionen[23]. Es dient endlich diese Nähe zur Schaffung und Erhaltung einer für die Embryonalentwicklung notwendigen erhöhten Temperatur. Das scheint schon der Fall zu sein bei den Riesenschlangen, wo man zum wenigsten innerhalb der Körperschlingen des seine Eier umschließenden Weibchens eine gegenüber der äußeren Umgebung nicht unbeträchtlich gesteigerte Temperatur feststellen konnte[15]. Das spielt aber dann eine überaus bedeutsame Rolle bei den Vögeln, wo der Kontakt zwischen Elternkörper und Ei so gut wie ausschließlich diesem Zwecke dient, wo es in Wirklichkeit zu dem kommt, was wir als ein Bebrüten bezeichnen[24]. Nur eine einzige Vogelgruppe läßt dieses Bebrüten vermissen, das sind die Großfußhühner (Megapodiiden), welche die für den Ablauf der Embryonalentwicklung notwendige höhere Temperatur ihren Eiern dadurch verschaffen, daß sie dieselben in einen aus zusammengescharrten Pflanzenteilen errichteten Hügel eingraben und der in dessen Inneren entstehenden Gährungstemperatur überlassen. Alle übrigen Vögel üben ein Bebrüten der Eier aus, ein Geschäft, das zunächst allein von den Weibchen ausgeführt wird, so bei allen Enten- und Hühnervögeln, bei den Raubvögeln, in welchem Geschäft dann beide Geschlechter miteinander abwechseln, wie bei den Straußen, Pinguinen, Rallen, Kranichen, Möven, Tauben, Papageien, vielen Singvögeln, ein Geschäft, das endlich allein zukommt den Männchen mehrerer Ratiten (Rhea, Kasuare, Kiwi), der Laufhühnchen (Turnix) und einiger regenpfeifferartiger Vögel (Phalaropus, Limonites temmincki, Rhynchaea). Es übermittelt der elterliche Vogelkörper nicht allein die eigene Körpertemperatur den bebrüteten Eiern, er entwickelt sogar ein besonderes Brütorgan als Quelle einer erhöhten Bruttemperatur[25]. Äußerlich macht sich dieses Brütorgan zumeist durch eine Entblößung der Bauchfläche von Federn bemerkbar, es treten die sog. Brutflecke auf, die sich vom vorderen Rand des Brustbeins bis zum Steiß hinziehen können. Für den inneren Aufbau des Organs ist charakteristisch zunächst das Fehlen der Fettschicht, des Panniculus adiposus der Haut, weiter aber dann vor allem das Verhalten der Blutgefäße. Es bilden diese in der Haut ein überaus mächtig entwickeltes Gefäßnetz aus, das zum Teil aus Arterien (Ästen der Arteria thoracica externa und der Arteria cutanea abdominalis), vor allem aber aus Venenstämmen (Vena cutanea abdomino-pectoralis) hervorgeht. Die durch die überreiche Durchblutung hervorgerufene hohe Temperatur wird dann ganz unmittelbar auf die Eier übertragen, wozu die Entblößung der berührenden Hautfläche von Federn sehr bedeutsam beiträgt. Als bemerkenswert muß ferner noch die Tatsache angesehen werden, daß dieses Brütorgan nicht etwa ein temporäres, nur zur Brütezeit auftretendes Organ darstellt, sondern daß es einen dauernden Bestandteil des Vogelkörpers bildet. Bei einem jugendlichen Individuum des Ohrensteißfußes (Podicipes auritus) ließ sich das Brütorgan bereits als eine scharf abgesetzte Hautstelle nachweisen, ihr fehlte an der Innenfläche der Panniculus adiposus und es saßen in ihrem Bezirk die Flaumfedern nur ganz lose in der Haut. Im übrigen läßt sich der Anteil der Geschlechter am Brutgeschäft schon ohne weiteres aus dem Auftreten der Brutflecke erschließen,

sie finden sich also entsprechend den oben mitgeteilten Gruppen bald nur in einem der beiden Geschlechter, bald in beiden zugleich.

III. Stufe. Aus der bloßen Berührung zwischen Elternkörper und Brut entwickeln sich innigere Beziehungen. Bei den Tardigraden pflegt das Weibchen die Eier in die durch Häutung eben abgestreifte Cutikularhülle abzusetzen und in dieser Hülle bis zum Ausschlüpfen der Jungen mit sich herumzuschleppen[26]. Manche Ringelwürmer scheiden vor der Eiablage um ihren Körper eine Schleimhülle ab, legen in die so geschaffene Röhre von fester Konsistenz ihre Eier ab und verweilen mit diesen zusammen in der Röhre bis zur Ausbildung der Larven (Nereis dumerilii[27], Parautolytus fasciatus[28]), wobei erstere Art zugleich wiederum durch schlangenartig sich windende Bewegungen ihres Körpers einen ständigen Wasserstrom in der Schleimröhre unterhält. In einem ähnlichen Schleimbeutel, der temporär zur Laichzeit aus Hautsekreten gebildet wird, verharrt das Weibchen eines cyclostomen Fisches, des Bdellostoma stouti, zusammen mit den Eiern während des Ablaufs der Embryonalentwicklung[29]. Ist eine Wohnröhre von vornherein vorhanden, so können auch in diese die Eier abgelegt und hier beschützt werden, so beispielsweise bei Capitella unter den Ringelwürmern[30], bei festsitzenden Rädertieren[31], wo die abgelegten Eier in der gallertartigen Wohnröhre geborgen werden (Lacinularia, Floscularia, Fig. 671 A), bei Vermetus unter den Schnecken[32], wo die Kokons in größerer Zahl aneinander gereiht an der Innenwand der Schale befestigt werden (Fig. 512), bei Argonauta unter den Tintenfischen[33], wo die Eier zu mehreren Tausenden die Spiralgänge der Schale erfüllen, von dem Weibchen mit seinem Körper bedeckt, endlich bei den ausgestorbenen Ammoniten, in deren Gehäuse man bei der jurassischen Oppelia steraspis die Überreste zahlreicher jugendlicher Individuen feststellen konnte[34].

Fig. 512. Aufgebrochene Schale von Vermetus, mit Eikokons im Inneren. (Nach Lacaze Duthiers[32].) m Ansatzstelle des Spindelmuskels.

Fig. 513. Glossiphonia algira, von der Bauchseite, mit angehefteten Jungen. (Nach Moquin-Tandon[35].)

Und nur einen kleinen Schritt weiter bedeutet es, wenn schließlich der Elternkörper selbst mit seiner Oberfläche zum Träger der Brut wird. Das ist zunächst ein ganz lockerer Zusammenhalt, wenn die junge selbstständig werdende Brut den Elternkörper als ersten Aufenthaltsort wählt. Bei vielen Blutegeln heften sich die jungen Tiere, wenn sie aus den von der Mutter bewachten Eiern ausgeschlüpft sind, mit ihren hinteren Saugnäpfen an dem Mutterleib fest (Fig. 513) und lassen sich derart umhertragen, verlassen wohl auch für Augenblicke ihren mütter-

lichen Zufluchtsort, kehren aber stets zu ihm zurück[35]. Schlangensterne der Gattungen Ophiactis und Ophioglypha bieten ihre Körperoberfläche den selbständiger gewordenen Jungen zum ersten freien Tummelplatz dar[36], Seesterne wie Leptoptychaster kerguelenensis (Fig. 514)[37] oder Seeigel wie Goniocidaris canaliculata und Stereocidaris nutrix[38] lassen ebenso die ausgebildeten Jungen auf ihrem Körper umherkriechen, es heften sich bei dem

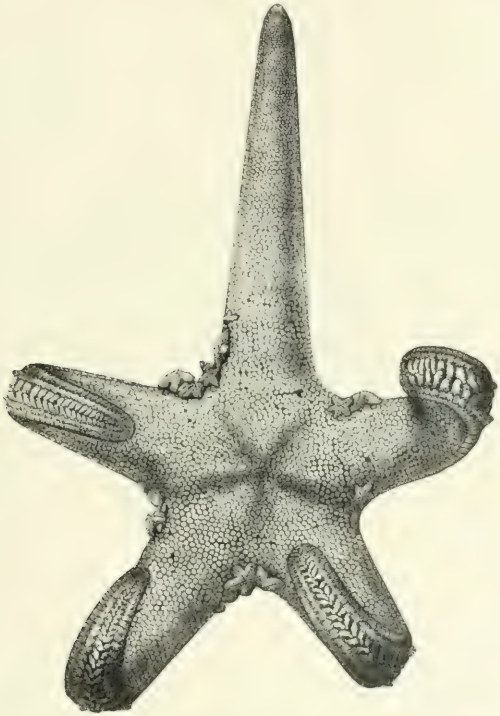


Fig. 514. Dorsalansicht eines weiblichen Leptoptychaster kerguelenensis mit Jungen. (Nach Sladen[37].)

Crinoiden Antedon hirsuta die eben ausgeschlüpften Larven auf den Cirren fest, um hier dann ihre Metamorphose zu durchlaufen[39]. Bei den Pantopoden ist es der väterliche Körper, der den ausgeschlüpften Larven noch geraume Zeit zum Aufenthaltsort dient[40], in der Spinnenfamilie der Lycosiden dann wieder die Mutter, auf deren Hinterleib sich die junge Brut, nachdem sie aus der Kokonhülle ausgeschlüpft ist, zusammenschart, teils an den Haaren des Mutterkörpers,

teils an selbstgesponnenen Fäden sich festhaltend[11]. Unter den Insekten tragen die Weibchen mancher Wanzen, beispielsweise der amerikanischen Raubwanze Ghilianella, ihre Jungen mit sich herum[12]. Bei manchen tropischen Fröschen dienen die Körper der Eltern dazu, die jungen auf ihrem Rücken festgesaugten Froschlarven von einem Tümpel zum anderen zu transportieren[42]. Das ist beobachtet worden bei Dendrobates trivittatus aus Surinam und bei Phyllobates trinitatis von Trinidad; es scheinen im besonderen die Männchen zu sein, welche diesen Transport übernehmen, zum wenigsten ist das sicher bei der letztgenannten Form der Fall. Ein auffallendes Beispiel dieser Art liefern auch die Säugetiere, wenn die Jungen mancher Beutelratten (Didelphys) den Körper der Mutter für sich bis auf späte Altersstadien in Anspruch nehmen, sich festklammernd mit Krallen und Schwänzen (Fig. 515). Das Gesamtgewicht der Jungen übertrifft schließlich

Fig. 515. Weibchen einer südamerikanischen Beutelratte (Didelphys azarae) mit Jungen. (Nach Hudson[43].)

um ein Beträchtliches das der Mutter und doch vermag dieselbe mit unverminderter Gewandtheit in den Ästen der Bäume sich zu bewegen[13]. Im übrigen ist das Tragen der Jungen, wenn auch in einer weniger absonderlichen Form, bei Säugetieren ziemlich verbreitet, vor allem bei fliegenden und kletternden Formen, also ganz allgemein bei den Fledermäusen, bei den Faultieren und beim Ameisenbären, bei den Halbaffen und Affen.

Von neuem um ein Geringes enger werden die Beziehungen von Brut und Elternkörper, wenn erstere ihre Selbständigkeit völlig einbüßt, in irgendeiner Weise am Körper des Elterntieres befestigt und von ihm getragen wird. In einer einfachsten Form dann, wenn etwa ein Korallenpolyp der zu den Alcyonarien gehörenden Clavularia crassa die von einer Schleimmasse umhüllten Eierballen in einem Ringwulst sich um den Vorderkörper legt (Fig. 516) und sie derart bis zum Ausschlüpfen der Larven bei sich behält[44], oder wenn das Polypid eines

Moostierchens, des Alcyonidium duplex, seine Eier mit Hilfe eines weit vorragenden Genitalrohres, des sog. Intertentakularorgans, an der Mündung seines Gehäuses, des Cystids, fixiert (Fig. 517)[45], oder wenn manche Phoronis-Arten ihre Eier an den Tentakeln der Lophophorarme durch klebrige Sekrete befestigen[46], oder wenn Rädertiere ihre Eier mittels eines kleinen Stieles an der Oberfläche des Körperpanzers anheften und bis zum Ausschlüpfen des Embryos mit sich herumtragen (Brachionus urceolaris)[47]. Zahlreiche Copepoden befestigen ihre durch eine Schleimhülle zusammengehaltenen Eierhaufen zu beiden Seiten des Genitalsegmentes (Fig. 518)[48]. Das Sekret dieser Eierballen wird von den drüsigen Endabschnitten der Oviduktwandung geliefert, in einzelnen Fällen, wie bei den Caligiden, wohl auch von besonderen Zementdrüsen. Bei Heterocope werden die Eier noch einzeln oder zu mehreren von einer Gallertmasse umschlossen ins Wasser abgegeben, wo sie dann zu Boden sinken, bei den übrigen Copepoden drängt sich zunächst ein schleimiges, im Wasser alsbald erstarrendes Sekret aus den Oviduktmündungen vor und es folgen dann die Eier nach, sich in die verhärtende Masse einbettend und als zusammenhängende Ballen an der Genitalöffnung kleben bleibend. Wenn die weiblichen Geschlechtsöffnungen ganz nahe beieinander in der ventralen Mittellinie des Körpers liegen, wie bei Diaptomus oder Canthocamptus, dann vereinigen sich sämtliche abgelegten Eier zu einem einzigen Ballen, wie denn überhaupt die Eierballen eine sehr wechselnde Form besitzen können, im besonderen bei parasitischen Copepoden häufig walzige Säcke oder lange Schnüre darstellen. Dem gleichen Verhalten begegnen wir noch bei einer zweiten, ganz andersartigen Krebstierfamilie, bei der zu den Schizopoden gehörigen Familie der Thysanopodiden[49]. Auch da wird von den Weibchen während der Eiablage ein besonderer Kittstoff ausgeschieden, welcher die aus den Ovidukten austretenden Eier umfließt und zugleich

Fig. 516. Ausgestreckter Polyp von Clavularia crassa mit Eierballen (eb). (Nach Kowalevsky et Marion[44].)

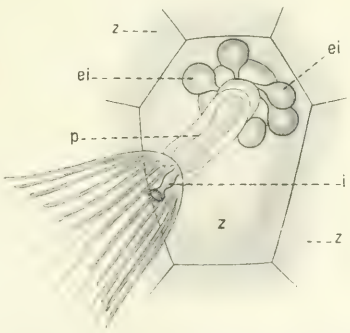


Fig. 517. Ausgestrecktes Einzelindividuum von Alcyonidium duplex mit abgelegten Eiern. (Nach Prouho[45].) ei Eier, i Intertentakularorgan, p Körper des Polypids, z Cystide der Zooecien.

am Körper in der hinteren Thorakalregion in Form eines unpaaren oder paariger Eiersäcke fixiert.

Weitere Beispiele liefern uns die Spinnentiere und die Insekten. Das Weibchen eines Pseudoskorpions, der Gattung Chelifer, trägt seine Brut während deren ganzen Embryonalentwicklung auf seiner Bauchseite in einen Eiersack eingeschlossen, dessen äußere glatte Hülle unmittelbar an den Rändern der Geschlechtsöffnung befestigt ist[50]. Das Weibchen einer Schildlaus, der Orthezia, zeigt an seinem Hinterende eine aus Wachsfäden aufgebaute Tasche, die dazu bestimmt ist, die Eier aufzunehmen und bis zum Auskriechen der jungen Larven zu bewahren[51]. Diese Tasche kann zuweilen, so bei Orthezia insignis (Fig. 519), als lang zylindrische Röhre den eigentlichen Körperumfang des tragenden Weibchens nicht unbeträchtlich übertreffen und so zu einer recht auffallenden Erscheinung werden. Bei einzelnen Schlupfwespen der Tryphoninengruppe dient seltsamerweise der Legestachel als Anheftungspunkt der Eier[52]. Die aus der Oviduktöffnung austretenden Eier gleiten mit einem aus Eischalensubstanz bestehenden Stiel an dem Stachel entlang, werden aber dann bei einzelnen Formen, wie etwa bei Polyblastus,

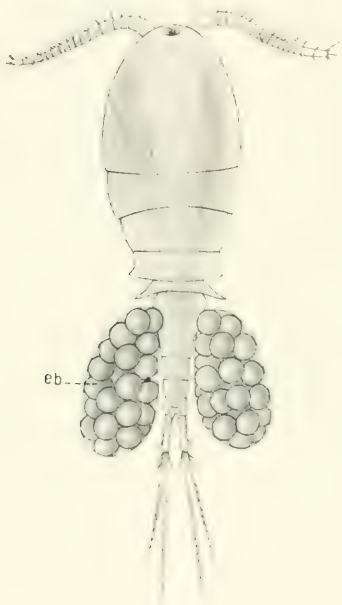


Fig. 518. Weibchen von Cyclops vernalis mit anhängenden Eierballen (eb). (Nach Schmeil[48].)

Fig. 519. Weibchen von Orthezia insignis mit ansitzendem Eiersack (sa). (Nach Bordage[51].)

nicht direkt abgelegt, sondern bleiben zunächst mit ihrem Stiel an dem Stachel haften und machen hier ihre Entwicklung bis zu fast reifen Larven durch (Fig. 520). Findet sich Gelegenheit zum wirklichen Absetzen der Eier — sie erfolgt auf der Haut von Raupen —, so steht dann dem betreffenden Schlupfwespenweibchen sofort eine größere Zahl von mehr oder weniger weit in der Entwicklung vorgeschrittenen Eiern zur Verfügung.

Hier einzuordnen wäre dann wohl auch das eigenartige Verhalten einer tief im Schlamm vergraben lebenden Meeresmuschel, der Nucula delphinodonta[53],

welche ihre Eier in einem am Hinterrand der Schalenklappen befestigten Brutsack bis zur Ausbildung der jungen Muscheln mit sich trägt (Fig. 521). Das Material zu diesem Brutsack wird geliefert von Hypobranchialdrüsen, drüsigen

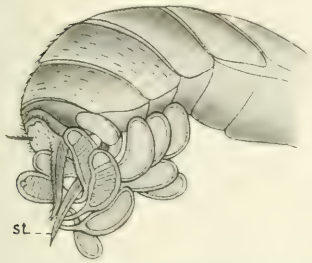


Fig. 520. Hinterleib eines weiblichen Polyblastus cothurnatus mit am Legestachel (st) hängenden Eiern und Embryonen. (Nach Pampel[52].)

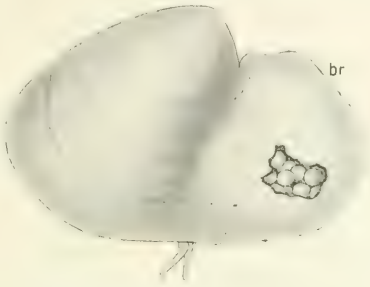


Fig. 521. Weibchen von Nucula delphinodonta mit anhängendem, teilweise eröffnetem Brutsack (br). (Nach Drew[53].)

Epithelien der Innenfläche des Mantels, die wohl beiden Geschlechtern zukommen, bei den Weibchen aber zur Laichzeit ganz besonders mächtig entwickelt sind. Ihr Sekret häuft sich am Hinterrand der Schalen an, mischt sich mit allerhand Fremdkörpern und formt schließlich eine an den Schalen haften bleibende Blase von schleimartiger klebriger Beschaffenheit, in welche dann die Eier abgelegt werden.

IV. Stufe. In der zuletzt geschilderten Gruppe erscheinen die Eiermassen gewissermaßen als Anhängsel des elterlichen Körpers, es kann der letztere nun förmlich zum Substrat für die Eier werden. Unter den Blutegeln befestigen einige Clepsinen[16] ihre Eierhäufchen direkt auf der Bauchseite (Fig. 522). Weibliche Chitonen, wie Chiton polii, Isnochiton imitator (Fig. 523), Trachydermon raymondi und andere tragen Eier und Embryonen in den beiderseitigen Mantelrinnen über den Kiemen mit sich umher[54]. Bei einem Crinoiden, Antedon rosacea, werden die Eier durch ein Sekret besonderer Schleimzellen an den Pinnulae der Arme festgeklebt und bleiben hier bis zur Ausbildung der freischwärmenden Larve[55]; bei einem Seestern, Stolasterias brucei, liegen die Jungen in den Ambulacralfurchen nahe dem Mundfeld[56]; zahlreiche Holothurien, wie Cucumaria parva, Psolus antarcticus tragen sie auf ihrer Kriechfläche[57], ohne durch diese Last im Umherkriechen behindert zu sein; Seeigel[58] wie Goniocidaris canaliculata bergen ihre Brut am Scheitelpol, sie durch darüber gekreuzte Stacheln

Fig. 522.

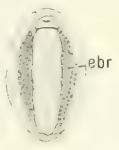


Fig. 523.

Fig. 522. Helobdella stagnalis mit Eierhäufchen auf der Bauchseite. (Nach Johansson[16].)
Fig. 523. Weiblicher Isnochiton von der Ventralseite, mit jungen Tieren (ebr) in den Mantelrinnen. (Nach Plate[54].)

beschützend, andere wie Stereocidaris nutrix oder Notocidaris gaussensis gewähren der Brut einen ähnlichen Schutzort am Peristomfeld, das dann bei Rhynchocidaris triplopora durch ringförmige Einsenkung diese Aufgabe in noch vollendeterem Maße zu erfüllen imstande ist. Ringelwürmer zeigen die gleiche Mannigfaltigkeit[59]. Sphaerosyllis und Pionosyllis tragen ihre Eier reihenweise angeordnet an den Seitenteilen der Genitalsegmente, wo schleimige Sekretmassen sie an der Basis der Parapodien bis zur Ausbildung der jungen Würmer fixieren (Fig. 524). Ganz ähnlich verhalten sich Exogone gemmifera und Grubea limbata, nur daß bei letzterer Form die Eier, bez. Embryonen in zwei Doppelreihen an den Dorsalcirren der beiderseitigen Parapodien befestigt sind, während eine andere Pionosyllis-Art (P. pulligera) an jedem Cirrus gar Gruppen von je fünf Eiern oder Jungen trägt, diese zusammengehalten durch eine gemeinsame schleimige Hüllmasse. Andersartig ist die Lage der Brut am Körper von Polynoë cirrata, wo die durch einen zähen Schleim miteinander zu tausenden verbundenen Eier sich unter den Elytren der Rückenfläche des Wurmes anhäufen, wieder anders bei Hipponoë gaudichaudi, wo die Jungen an den Intersegmentalfurchen der mütterlichen Bauchseite sich anheften, und wieder anders bei Spirorbis borealis, wo die abgelegten Eischnüre in einer flimmernden Rückengrube der Abdominalsegmente sich entwickeln.

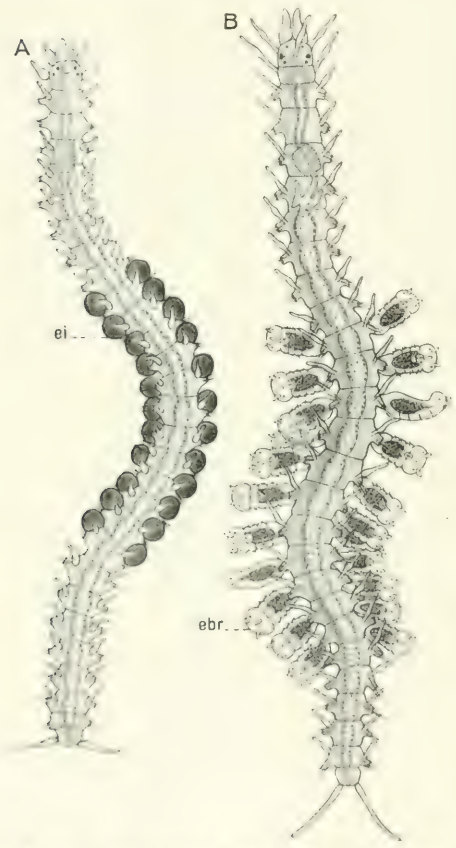


Fig. 524. Bruttragende Ringelwürmer: A Sphaerosyllis hystrix, B Pionosyllis elegans. (Nach Prudhoe, 1903[59].) ei Eizellen, ebr Embryonen.

Die Weibchen mancher Zecken[60] tragen ihre Eier zu einem großen Klumpen

zusammengehäuft auf Kopf und Rückenschild (Fig. 525 B). Auf eine recht sonderbare Weise gelangen die Eier dahin. Es schiebt sich bei Ixodes ricinus vor der Eiablage zwischen Kopf- und Rückenschild eine zweilappige Blase, deren chitinöse Oberfläche von einem klebrigen Drüsensekret überzogen ist, hervor (Fig. 252 A), ihr entgegen strebt ein aus der Genitalspalte weit vorstreckbares

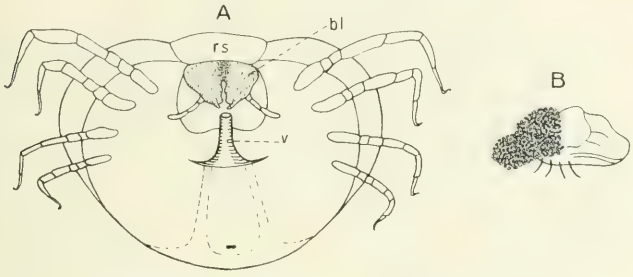


Fig. 525. Eiablage der Zecken: A Weibchen von Ixodes ricinus, unmittelbar vor der Eiablage, von vorn und der Ventralseite gesehen; B Weibchen von Rhipicephalus sanguinens mit Eierhaufen auf Kopf und Rückenschild. (Nach Samson, 1909[60].) bl Stirnblase, rs Rückenschild, v Vaginalrohr.

Vaginalrohr. Ein austretendes Ei wird auf der klebrigen Oberfläche der Stirnblase abgelegt, umhüllt sich hier vollkommen mit klebrigem Sekret und bleibt dann, wenn jetzt die Blase sich zurückzieht, am Rande des Rückenschildes haften. Derart wiederholt sich der Vorgang für jedes weitere abgelegte Ei, bis schließlich der ganze Vorderkörper von ihnen bedeckt ist. Bei anderen Formen, wie Rhipicephalus, sind an der Übertragung der Eier auch noch die Palpen beteiligt.

Einige Fälle von Brutpflege bei Insekten, bei Hemipteren, gehören hierher. Ein erster betrifft eine Familie exotischer Wasserwanzen, die Belostomiden, wo bei einer ganzen Reihe von Gattungen die Männchen als Träger der Brut auftreten[61]. Es dient hier einfach die Rückenfläche des Männchens dem Weibchen als Ort der Eiablage, nach derselben ist die männliche Oberseite von reihenweise angeklebten Eiern völlig bedeckt (Fig. 526). Hier schlüpfen dann auch direkt die Larven aus. In der Regel hält das Männchen, während ihm diese Last aufgebürdet wird, völlig still, zumal wenn damit unmittelbar die Kopula verbunden ist, in anderen Fällen, wie bei Zaitha fluminea, setzt es sich zunächst zur Wehr, sucht wohl auch späterhin überhaupt von seiner Last sich zu befreien. Gelingt ihm dies, so zehrt es die abgestreiften Eier unfehlbar auf, und Schutz gegen die Freßbegierde der Eltern ist wohl auch der Hauptgrund für diese fürsorgliche Unterbringung der Brut. Ähnlich verhalten

Fig. 526. Eiertragendes Männchen einer Belostomide (Serphus). (Nach Kellog aus Wesenberg-Lund[61].)

sich Lederwanzen der Gattung Phyllomorpha[12], auch hier befestigen die Weibchen ihre Eier auf dem ausgehöhlten Rücken der Männchen, wo sie dann durch überstehende Haare und Stacheln bis zum Ausschlüpfen der Jungen festgehalten werden.

Fig. 527. Weibchen von Desmognathus fuscus in seiner Erdhöhle, mit Eierballen. (Nach Wilder[62].)

Zahlreich sind die Beispiele, welche uns in diesem Zusammenhange die Wirbeltierklasse der Amphibien liefert. Das Weibchen eines Salamanders, des Desmognathus fuscus, schlingt sich die durch Gallertfäden vereinigten Eier in Ballen oder Schnüren um den Körper, sie derart in einer Erdhöhle oder einem ähnlichen Schlupfwinkel bis zum Auskriechen der Larven behütend (Fig. 527)[62]. Von einer madagassischen Froschart der Gattung Rappia ist bekannt, daß sie die Eierschnüre um die vorderen Extremitäten gewickelt mit sich herumträgt[63], ähnlich verhält sich ein Frosch aus Neuguinea, die Mantophryne robusta, deren Männchen die durch elastische Stränge klumpenartig verbundenen großen Eier mit den Vorderbeinen umklammern[64]. Zu dem gleichen Zweck benutzt unsere Geburtshelferkröte, Alytes obstetricans, und wie sie eine verwandte spanische Form, die Alytes cisternasi, die Hinterextremitäten[65].

Fig. 528. Pärchen von Alytes obstetricans am Ende der Paarung, während das Männchen sich die Eier aufstreift. (Nach Boulenger[65].)

Auch hier ist es das Männchen, welches die Brutpflege übernimmt, und zwar vollzieht es selbst an sich die Aufbürdung der Eierschnüre unmittelbar nach der Befruchtung. Sind von einem Pärchen Eier und Samen entleert (vergl. S. 121), so tritt

zunächst eine kurze Ruhepause ein, dann senkt das Männchen, während es noch den Hals des Weibchens umklammert hält, seine Hinterbeine in den zwischen den Hinterextremitäten des Weibchens gelegenen, soeben befruchteten Eierhaufen hinein, streckt die Beine weit vom Körper ab und reißt so die Eierschnüre mit sich (Fig. 528), die infolge der klebrigen Beschaffenheit ihrer Hüllen haften bleiben — der ganze Vorgang spielt sich ja auf dem Lande

Fig. 529. Eiertragendes Weibchen von Rhacophorus reticulatus. (Nach Günther[66].)

Fig. 530. Eiertragendes Weibchen von Hyla evansi. (Nach Boulenger[67].)

ab — und nun, wenn jetzt das Pärchen sich löst, von dem Männchen herumgeschleppt werden, bis die Embryonen zum Ausschlüpfen bereit sind und, vom Vater ins Wasser gebracht, selbständig als Kaulquappen ihre weitere Entwicklung durchlaufen. Es können bei den Fröschen dann weiter die Eier auch ganz unmittelbar am Körperstamm befestigt werden. So bei dem Rhacophorus reticulatus der Insel Ceylon[66], wo dem Weibchen die Eier an der Bauchfläche in Form einer Scheibe ankleben (Fig. 529), so bei der Hyla evansi Südamerikas[67], wo das Weib-

Fig. 531. Larventragendes Männchen von Arthroleptis seychellensis. (Nach Brauer[68].)

chen eine ebensolche Eierscheibe auf dem Rücken trägt (Fig. 530). Beide sind baumbewohnende Tiere. Ein Frosch von den Seychellen endlich, Arthroleptis seychellensis[68], bringt nicht seine Eier, sondern seine Larven auf dem Rücken unter (Fig. 531). Wenn wir vor kurzem erst hörten, daß männliche Frösche ihre Jungen auf dem Rücken von einem Gewässer zum anderen transportierten, so sind hier die Beziehungen zwischen Elternkörper und Jungen gefestigter und beständiger. Das Männchen bewacht die zunächst auf dem Boden abgelegten Eier, läßt dann die ausgeschlüpften jungen Larven auf seinen Rücken kriechen und sich hier festheften, trägt zu ihrer Fixierung wohl auch durch Abscheidung eines besonderen klebrigen Sekretes bei. Die jungen Larven machen auf dem Rücken des Vaters die ganze Metamorphose durch, haben in Anpassung an diesen Entwicklungsmodus sogar typische Bestandteile der Organisation freilebender Froschlarven, wie den Hornkiefer, verloren.

V. Stufe. Die Gruppe von Erscheinungen, die wir soeben besprochen haben, läßt den Elternkörper als Substrat, doch eben nur als mehr oder weniger passives Substrat der Brut in die Erscheinung treten. Es kann der Elternkörper aber nun auch aktiv das Tragen der Brut unterstützen, es können zunächst seine äußeren Körperanhänge sich dabei wirksam betätigen. In einem einfachen Beispiel etwa bei einem pelagischen Anneliden, bei der Gattung Sagitella, wo die abgelegten Eier auf der Rückenfläche dieser Zwittertiere von stark vergrößerten abgeplatteten Elytren wie in einem Körbchen getragen werden[69]. Bedeutsam ist vor allem die Rolle der Extremitäten bei Gliedertieren. Allgemein bekannt ist sie von gewissen Spinnen[70]. Die Weibchen der Lycosiden tragen ihre aus Spinnfäden hergestellten Eikokons mit sich herum, pressen sie mit Hilfe einzelner Beine an die Ventralseite an, befestigen sie zudem noch durch besondere Haftfäden an den Spinnwarzen (Fig. 532). Noch aktiver betätigen sich die Weibchen der Pisauriden und von Pholcus phalangoides, indem sie ihre Kokons in den Cheliceren halten. Und endlich die Tarantuliden aus der Ordnung der Pedipalpen[71] weisen gar nahe der äußeren weiblichen Geschlechtsöffnung besondere papillen- oder hakenartige Kokonhalter auf, welche den in eine Einbuchtung der Bauchseite eingelagerten lockeren Eikokon sicherer in seiner Lage fixieren.

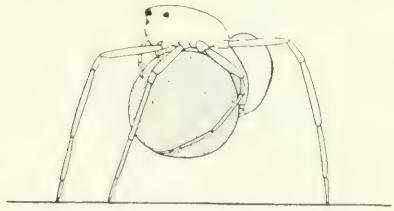


Fig. 532. Weibchen einer Wolfsspinne (Pardosa nigropalpis) mit Eikokon. (Nach Montgomery[70].)

Zum ausschließlichen Träger der Eierballen wird ein Extremitätenpaar bei den Pantopoden[72], und zwar im männlichen Geschlecht. Es ist das dritte Beinpaar, das entsprechend dieser seiner Hauptfunktion stets nach hinten und unten gerichtet ist, dazu mannigfach gewinkelt, gekrümmt oder gar spiralig eingerollt erscheint (Fig. 533). Unmittelbar nach dem Befruchtungsakte, der

ja in einer äußerlichen Befruchtung der Eier besteht (vergl. S. 113), senkt das Männchen seine Eierträger in die abgelegten Eimassen hinein, ballt sie unter langsamen Bewegungen fester zusammen und nimmt sie bei der Trennung der Geschlechter mit sich, um sie bis zum Auskriechen der jungen Larven bei sich

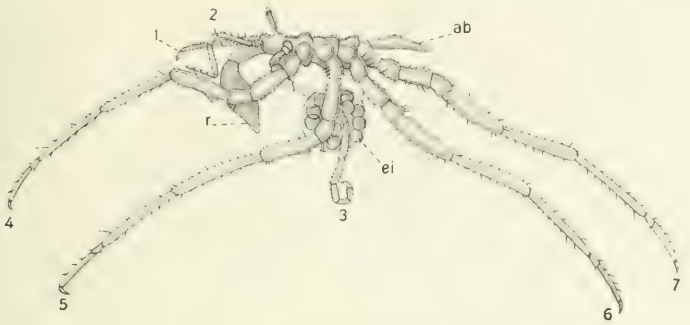


Fig. 533. Männchen von Eurycyde hispida, in Seitenansicht, mit Eierballen beladen. (Kombiniert nach Sars[72].) ab Abdomen, ei Eierballen, r Rüssel, 1—7 die sieben Extremitäten der linken Seite.

zu bewahren und diesen letzteren dann weiterhin noch, wie wir schon hörten, seinen Körper zum ferneren Aufenthaltsort darzubieten. Alle Pantopodenmännchen besitzen dieses dritte Extremitätenpaar, während es bei den weiblichen Tieren entweder schwächer ausgebildet ist (Ammothea) oder gar in den

Fig. 534. Eiertragendes Weibchen von Alpheus saulcyi, in Seitenansicht. (Nach Herrick[74].)

spezialisiertesten Familien der Pycnogoniden, Phoxichiliden und Phoxichilidiiden ganz fehlt. Nur bei wenigen Formen kommen die Eierträger der Weibchen denen der Männchen gleich (Colossendeis) oder sind gar hier stärker entwickelt (Discoarachne), tragen dann wohl auch Eierpakete (Nymphon brevicaudatum).

Extremitäten finden Verwendung als Eierträger bei zahlreichen echten Krebstieren. Bei Squilla mantis dienen als solche die drei Paare der hinteren Maxillarfüße, welche die durch ein Kittsekret zu einer scheibenförmigen Laichmasse zusammengeschlossenen Eier auf der Ventralseite des Cephalothorax frei halten, sie zur ständigen Erneuerung des Atemwassers und zur Abwehr tierischer wie pflanzlicher Schädlinge zwischen sich drehen und wälzen[73]. Und

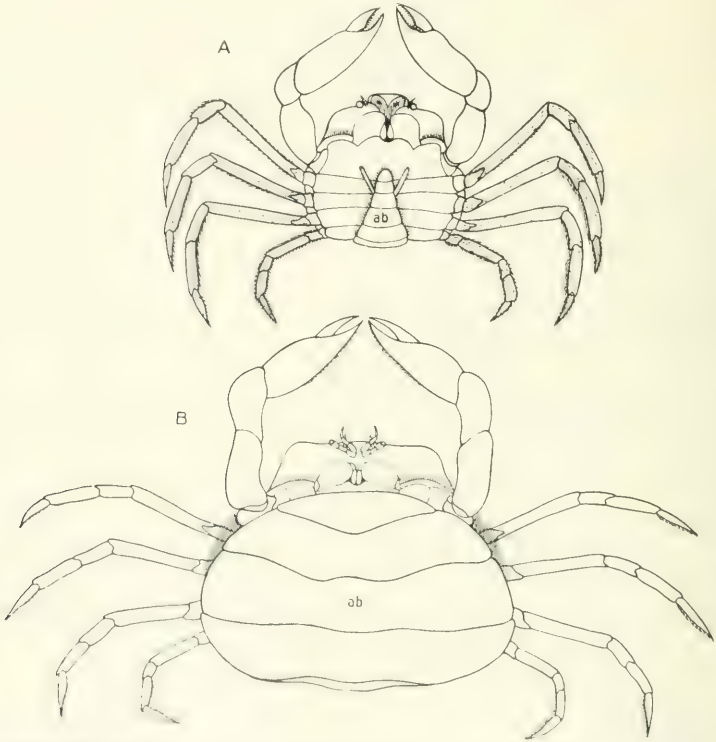


Fig. 535. Männchen (A) und Weibchen (B) von Pinnotheres placunae, in Ventralansicht. (Nach Hornell and Southwell[75].) ab Abdomen.

bei den dekapoden Krebsen, da sind es ganz allgemein die zweiästigen Abdominalfüße, an welchen die Eier befestigt und getragen werden. Die Unterfläche des Abdomens bildet mit ihren Seitenrändern und der nach vorn eingeschlagenen Schwanzflosse einen förmlichen Brutraum aus, zumal dann wenn diese Seitenränder, wie beim Alpheus-Weibchen (Fig. 534), sich seitlich stark herabziehen[74], oder wenn, wie bei den Krabben, das ganze Abdomen gegen die Unterfläche des

Cephalothorax eingeschlagen wird und dessen Segmente noch dazu im weiblichen Geschlecht ganz unverhältnismäßig stark gegenüber dem schmalen männlichen Abdomen verbreitert sind (Fig. 535), jetzt eine vortreffliche Tragplatte für die Eier abgebend[75]. Als Ganzes bedeutungsvoll ist dieser so geschaffene Brutraum schon im Augenblick der Eiablage selbst[76]. Da legt sich, wie es zum wenigsten bei Cambarus affinis und Homarus vulgaris genau beobachtet worden ist, das Weibchen zunächst auf den Rücken, biegt das Abdomen nach vorn bis zum Cephalothorax ein, scheidet in den so gebildeten Hohlraum Massen schleimartiger Sekrete ab und läßt dann erst in diese die Eier aus der Eileitermündung eintreten, worauf die Eier befruchtet und schließlich unter Vermittelung erhärtender Schleimfäden an den Abdominalfüßen befestigt werden. An dieser Befestigung teilhaben können dann noch besondere glatte Borsten, die sich in die Chorionhülle der Eier einbohren, sie förmlich aufspießen. Das gilt besonders für die Brachyuren, wo solche Borsten allein an den Innenästen der Abdominalfüße sitzen und diese auch allein für das Tragen der Eier verwendet werden.

Es führt die aktive Betätigung des elterlichen Körpers also sehr bald zu einer gewissen Umgestaltung einzelner Körperteile in unmittelbarer Beziehung zu der übernommenen Aufgabe. Das ist stärker ausgeprägt bei den Einsiedlerkrebsen[77], wo die bei den Männchen ganz zurückgebildeten abdominalen Spaltbeine bei den Weibchen nur einseitig als Eierträger sich erhalten, wo dann weiter bei Paguristes oculatus eine besondere halbkreisförmige abdominale Hautfalte als deckendes Schutzblatt der Eier sich entwickelt. Das kommt noch stärker zum Ausdruck, wenn die Umbildungen die Extremitäten selbst betreffen, wie es bei gewissen niederen Krebstieren der Fall ist[78]. Da trägt beim weiblichen Apus das elfte Beinpaar uhrglasförmige, aus umgewandelten Kiemenanhängen hervorgegangene Platten, die sich zu einer zweischaligen Kapsel zusammenlegen und als solche die Eier aufnehmen, da sind neuntes und zehntes Beinpaar der Weibchen von Limnetis- und Estheria-Arten mit langen griffelförmigen Fortsätzen versehen, die den Eiern, nachdem sie an der Innenfläche der Körperschale abgesetzt sind, als Halter dienen.

VI. Stufe. Und nun bedarf es nur noch eines kleinen Schrittes, um zu der bedeutsamen Stufe zu gelangen, wo am elterlichen Körper wirkliche Sonderbildungen auftreten, die in der Gesamtheit ihrer Erscheinungsform einzig und allein aus Beziehungen zur Brutpflege erklärt werden müssen. Alle die verschiedenen primitiven Formen der Berührung zwischen Elternkörper und Brut können zum Ausgangspunkt derartiger Sonderdifferenzierungen werden. Wir sahen, wie bei vielen Echinodermen der Körper des Muttertieres den Jungen zum ersten Aufenthaltsorte diente, durch besondere Einrichtungen am Mutterkörper kann dieses Zusammenleben gefördert und gefestigt werden[79]. So trägt eine Holothurie, Cladodactyla crocea, gleichfalls ihre Jungen mit sich herum; als Aufenthaltsort ist den Jungen der Raum zwischen den beiden dorsalen Füßchenreihen zugewiesen, und dieser Raum erfährt nun durch seitliche, zwischen den Füßchen ausgespannte wulstartige Hautsäume eine Abgrenzung gegen die übrigen Körperflächen, bietet so den Jungen eine gewisse Sicherheit (Fig. 536).

Einzelne Seesterne wie Leptoptychaster kerguelenensis tragen, wie wir schon wissen, gleichfalls die Jungen auf ihrem Körper. Dieselben gelangen dahin,

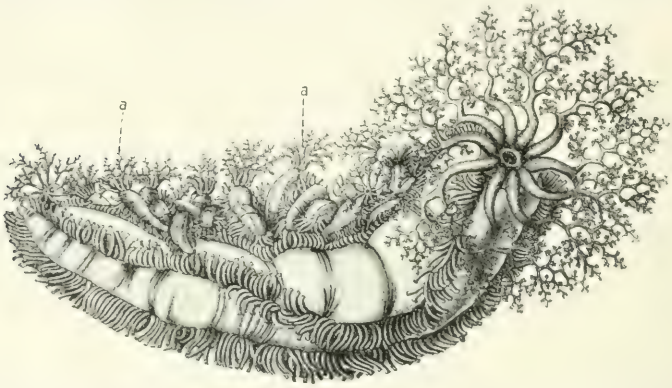


Fig. 536. Bruttragendes Weibchen von Cladodactyla crocea. (Nach Thomson[36].) a Junge Tiere auf der Rückenfläche.

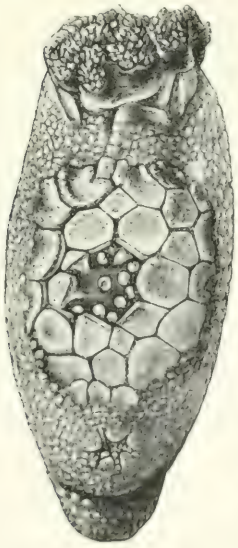


Fig. 537. Weibchen von Psolus ephippifer, mit teilweise (bei *) eröffneter Brutkammer. (Nach Thomson[36].)

nachdem sie zuvor ihre Entwicklung zwischen den Kalkkörperchen der Dorsalfläche, den sogenannten Paxillen, durchgemacht haben. Das erfährt eine Weiterbildung bei einer Holothurie, bei Psolus ephippifer, wo die sattelförmig erhobene Rückenfläche des Weibchens große unregelmäßig geformte Kalkplatten aufweist, die von säulenartigen, in der Haut befestigten Stielen getragen werden (Fig. 537). Die zwischen den Tragsäulen der Platten gelegenen Räume bilden in ihrer Gesamtheit eine Brutkammer, in welche die Eier gelangen und zu jungen Tieren sich herausbilden. Zunächst schließen die oberflächlichen deckenden Kalkplatten ganz dicht zusammen, sie lockern aber unter dem Druck der heranwachsenden Brut ihr Gefüge und geben schließlich so viel Raum, daß die Jungen zwischen ihnen hindurchschlüpfen können. Zu noch eigenartigeren Umbildungen hat der gleiche Ausgangspunkt bei einigen Seesternen geführt. Da erscheint bei Hymenaster praecoquis und bei Pteraster obscurus die ganze Rückenfläche von einer durch Paxillen gestützten Membran überzogen. Bei ersterer Form (Fig. 538) stellt die Membran — die Supradorsalmembran — eine

sehr zarte halbdurchscheinende Haut dar, bei Pteraster (Fig. 539) ist sie sehr derb und von körniger Oberfläche. Zwischen der Supradorsalmembran und der eigentlichen Rückenfläche des Seesternkörpers liegt der Brutraum, besonders stark entwickelt in den von je zwei Armen eingeschlossenen Interradien, wo die Membran hoch über die tief eingesenkte Körperoberfläche hinwegzieht. Hier findet man denn auch vorzugsweise die Jungen, welche daselbst bis zu beträchtlicher Größe heranwachsen, zu solcher Größe, daß sie die Supradorsalmembran von innen her durch den Druck ihres Körpers bis zum endlichen Platzen anstraffen, womit dann zugleich der Weg gebahnt ist, durch welchen die Jungen nach außen gelangen. Im übrigen steht der Brutraum selbst aber auch noch in anderer Form mit der Außenwelt in Verbindung, durch eine große am Scheitel gelegene, von Klappen umstellte Öffnung, durch zahlreiche kontraktile, über die ganze Ober-

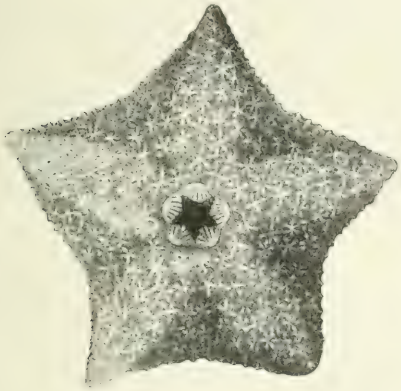


Fig. 538. Rückenansicht eines Hymenaster praecoquis, mit Supradorsalmembran, durchscheinenden Kalkstäbchen der Paxillen und zentraler Scheitelöffnung. (Nach Sladen[37].)

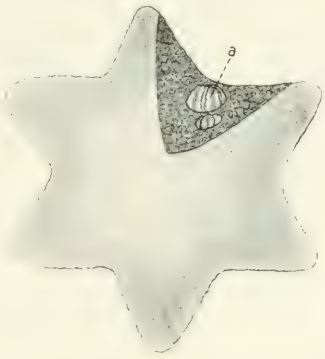


Fig. 539. Rückenansicht eines Pteraster obscurus, mit teilweise entfernter Supradorsalmembran, um die darunter liegenden Jungen (a) zu zeigen. (Nach Döderlein[79].)

fläche verstreute Poren, durch seitliche, an den Armen gelegene Unterbrechungen der Membran. In den Brutraum hinein befördert werden die Eier wohl direkt von den Geschlechtsöffnungen aus, welche unmittelbar unterhalb der interradialen Bruträume gelegen sind.

Es konnten auf primitiver Stufe die Eiermassen als förmliche Anhängsel des elterlichen Körpers getragen werden, besondere Einrichtungen führen auch zur Vervollkommnung derartiger Methoden. Das nirgends wohl in vollendeterem Maße als bei einem Süßwasserfisch von Neu-Guinea, bei dem Kurtus gulliveri[80]. Zunächst ist es jetzt wieder einmal das Männchen, welches die Brut in seine Obhut nimmt, und zwar unter Vermittelung eines sonderbaren knöchernen Fortsatzes, der sich in Form eines bald offenen, bald zu einem Ring geschlossenen Hakens von seinem Hinterkopf erhebt (Fig. 540 B). Der Haken ist dazu bestimmt,

einen faserigen Querstrang aufzunehmen, an dessen beiden Enden die Eierbündel wie die Hälften eines Quersackes befestigt sind (Fig. 540 C). Es ruhen so die an den sich zerteilenden Fasern des Querstranges fixierten Eier beiderseits als rundliche Haufen auf dem Kopf des Männchens (Fig. 540 A) und bleiben hier haften bis zum Ausschlüpfen der Jungen. An weiblichen Fischen ist niemals

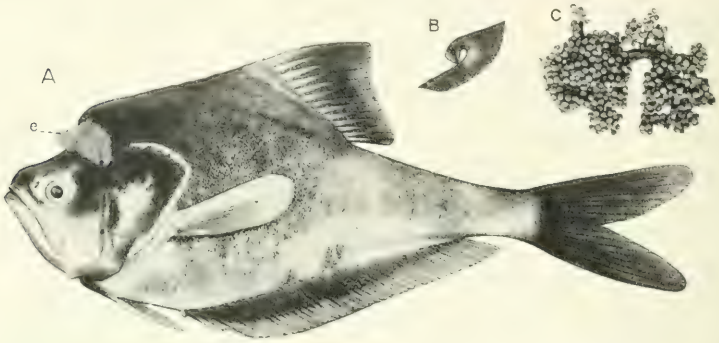


Fig. 540. Brutpflege von Kurtus gulliveri: A Männchen mit Eierbündel (e), B Stirnhaken, C isoliertes Eierbündel. (A, B nach Weber, 1913[80], C nach Guitel[80].)

eine Spur dieses Hakens nachweisbar, er erreicht auch bei den männlichen Fischen erst zur Fortpflanzungszeit seine volle Ausbildung.

Zum unmittelbaren Ausgangspunkt komplizierterer Methoden kann dann weiter die Form der Brutpflege werden, wo der Körper direkt als Unterlage der abgesetzten Eiermassen dient. Besonders charakteristische Beispiele dieser Art lieferten uns einige Frösche und hier finden wir denn auch entsprechende Weiterbildungen. Trägt das Weibchen von Hyla evansi seine Eier in Form einer Scheibe auf dem Rücken, so legt sich dazu bei dem Weibchen eines anderen südamerikanischen Laubfrosches, der Hyla goeldii[81], um dessen gleichfalls auf dem Rücken getragene, aus sehr dotterreichen Eiern bestehende Laichmasse eine ringförmige Hautfalte als schützender und tragender Wall herum (Fig. 541). Und nur eines kleinen Schrittes weiter bedarf es, um diese Faltenbildung zur wirklichen Taschenbildung werden zu lassen, wie wir es bei den Beutelfröschen der Gattung Nototrema antreffen[82]. Auch da werden die Eier von dem Weibchen auf dem Rücken getragen, aber sie liegen nun nicht mehr frei an der Oberfläche, sondern erscheinen von seitlichen Hautfalten, die sich in der Mittellinie unter

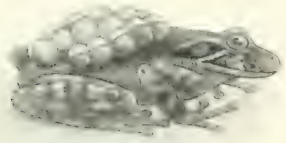


Fig. 541. Eiertragendes Weibchen von Hyla goeldii. (Nach Boulenger[82].)

Bildung einer Längsnaht berühren, völlig überdeckt (Fig. 542 A). Diese Längsnaht reicht bei Nototrema pygmaeum, wo sie sich außerordentlich leicht aufreißen und dann die wenigen großen, sehr dotterreichen Eier sichtbar werden

Fig. 542. Weibchen von Nototrema pygmaeum, mit gefüllter Bruttasche: A bei geschlossener, B bei künstlich geöffneter Längsnaht. (Nach Brandes und Schoenichen[42].)

läßt (Fig. 542 B), vom Hinterende des Körpers bis zum Hinterhaupt, bei den übrigen, wie bei Nototrema oviferum oder marsupiatum, verwächst dieser Längsschlitz in seinem vorderen Teil und es bleibt nur eine hintere dreieckige oder kreisförmige Öffnung erhalten (Fig. 543), die dann allein als Eingang der

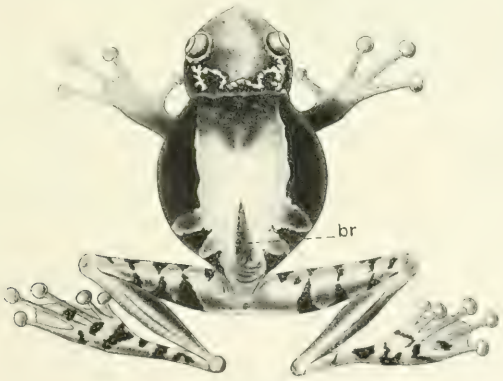


Fig. 543. Weibchen von Nototrema oviferum. (Nach Weinland[82].) br Eingang zur Bruttasche.

geräumigen, sich über den ganzen Rücken erstreckenden Bruttasche dient. In dieser Tasche verbleiben die Eier entweder bis zur Ausbildung der Kaulquappen, die dann, ins Wasser entlassen, daselbst ihre Metamorphose vollenden (bei N.

marsupiatum und plumbeum mit zahlreichen kleinen und dotterarmen Eiern), oder aber die Eier machen ihre ganze Entwicklung bis zum jungen Laubfrosch innerhalb der Bruttasche durch (bei N. oviferum und pygmaeum mit wenigen großen und sehr dotterreichen Eiern).

Es können die der Körperhaut äußerlich angeklebten Eier fernerhin dadurch einen festeren Halt gewinnen, daß sie sich einzeln in die Körperhaut eindrücken. Denken wir uns solche Eindrücke vertieft und wir gewinnen den Ausgangspunkt für die Verhältnisse, wie sie uns in der Brutpflege der südamerikanischen Wabenkröte, der Pipa americana, entgegentreten[83]. Das Weibchen wählt als Ort der Eiablage den eigenen Rücken; mit Hilfe seines weit vorgestülpten blasenartig verbreiterten Eileiters setzt es auf seiner Rückenfläche die Eier in regelmäßigen Abständen ab (Fig. 544), wobei das Männchen — der Vorgang vollzieht sich noch während der Paarungsumarmung — dadurch tätig mitzuwirken scheint, daß es auf den Eileiterschlauch einen pressenden Druck ausübt. Die Gegenwart der Eier beeinflußt die Rückenhaut, es bilden sich in ihr tiefe Einsenkungen aus, welche die Eier schließlich völlig aufnehmen, worauf die ganze aufgeschwollene Rückenfläche von polygonalen dichtgestellten Waben überzogen erscheint, in denen die Brut ihre ganze Entwicklung bis zur jungen Kröte durchmacht (Fig. 545). Die Waben selbst stellen wirkliche Einstülpungen der äußeren Haut dar, nicht etwa umgewandelte Hautdrüsen, wie man wohl gelegentlich behauptet hat[84]. Sie sind innen von dem Epithel der Epidermis ausgekleidet, ihre Wände sind gestützt durch bindegewebige Kutiselemente, dazu in reichlichstem Maße mit Gefäßkapillaren versorgt. Ihr Binnenraum wird gänzlich eingenommen von dem Embryo und für den Abschluß nach außen sorgt ein besonderer Deckel von schwärzlicher Farbe und hornartiger Beschaffenheit, der in den vorspringenden ringförmigen Randwulst der Wabe gewissermaßen

Fig. 544. Weibchen der Pipa americana unmittelbar nach der Eiablage, mit noch vorgestülptem Eileiter. (Nach Bartlett[83].)

eingefalzt erscheint (Fig. 546). Die Herkunft dieses Deckels ist nicht bekannt, er könnte ein Abscheidungsprodukt der mütterlichen Rückenhaut sein, er könnte

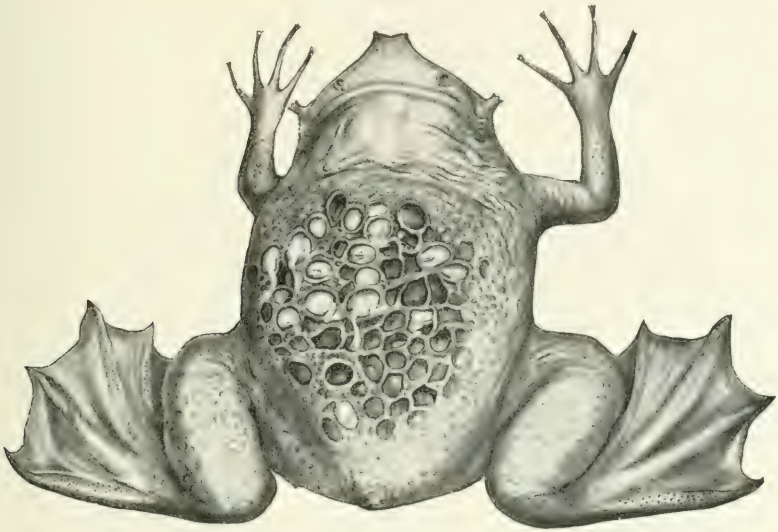


Fig. 545. Brutträchtiges Weibchen der Pipa americana. (Aus Hesse-Doflein[1].)

aber auch aus Teilen der Eihüllen sich herausgebildet haben. Beim Ausschlüpfen der jungen Kröten werden diese Deckelchen abgestoßen und es bleiben die leeren Waben zurück, die dann wohl unter Erneuerung der Rückenhaut eine vollständige Rückbildung erfahren.

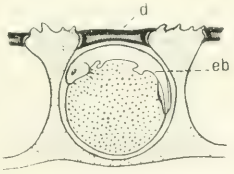


Fig. 546. Schnitt durch die voll ausgebildete Rückenwabe einer weiblichen Pipa americana. (Kombiniert nach v. Klingkowström[83] und Wyman[83].) d Wabendeckel, eb Embryo.

Ganz ähnliche derartige Brutwaben in Form vertiefter Hautgruben begegnen uns noch in einer zweiten Gruppe von Wirbeltieren, in der Knochenfischfamilie der Lophobranchier[85], wo es allerdings die Männchen sind, die sich dieser komplizierteren Form der Brutpflege unterziehen. Die Waben oder Alveolen bilden sich hier auf der Bauchseite aus, liegen in mehreren oder zahlreichen Reihen (Fig. 547) und können sich bald als flachere Nischen, wie bei Nerophis und Hippocampus, bald als tiefe Fächer, wie bei Syngnathus, darstellen. Dazu tritt aber dann in der Mehrzahl der Fälle noch eine besondere Taschenbildung, welche den gesamten Wabenkomplex in ihr Inneres verlagert. Nur bei Nerophis liegen die

Brutwaben frei, sie nehmen den ganzen Raum zwischen Kiemenregion und After ein und bilden für sich allein die Schutzbehälter der Eier, die durch epidermoidale Sekretmassen fest mit ihren Wänden verkittet sind. Bei den übrigen Lophobranchiern wachsen an den Seitenteilen der alveolentragenden Bauchfläche, die sich hier stets auf den hinter dem After gelegenen Schwanzabschnitt beschränkt, Hautfalten empor und schließen sich über ihr in der ventralen Mittellinie unter Bildung einer besonderen Bruttasche zusammen (Fig. 548). Der Abschluß dieser Bruttasche kann dann bei einzelnen Syngnathus-Arten

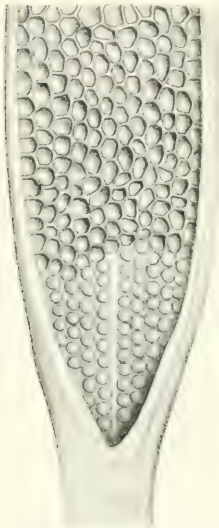


Fig. 547. Brutwaben von Syngnathus acus innerhalb der geöffneten Bruttasche (im vorderen Bereich leer, im hinteren mit Eiern gefüllt). (Nach Hvor[85].)

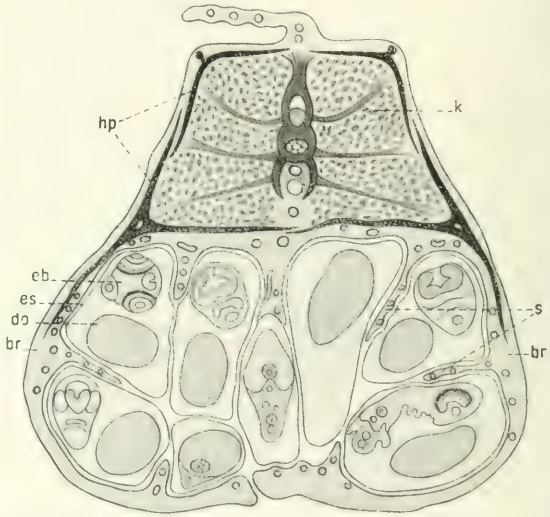


Fig. 548. Querschnitt durch den Körper eines männlichen Syngnathus dumerilii, im Bereiche der Bruttasche. (Nach Hvor[85].) br die beiden seitlichen Falten der Bruttasche, do Dottersack eines Embryos, eb Embryonalkörper, es Eihülle, hp fibröse Platten des Hautskeletts, k Körperquerschnitt, s Seitenwände einer Brutwabe.

zunächst noch ein lockerer sein, wenn sich die medial eingerollten Hautfalten kaum berühren, er wird bei den meisten Vertretern dieser Gattung aber sehr viel fester dadurch, daß nach vollendeter Belegung der Brutwaben mit Eiern einmal an den Faltenrändern sich zahlreiche ineinander greifende Fältchen ausbilden, daß vor allem aber eine klebrige Sekretmasse die Ränder miteinander verkittet. Stets bleibt bei Syngnathus diese längsverlaufende Nahtlinie in der Mitte der Bauchseite deutlich erkennbar. Und nur beim Seepferdchen, Hippocampus, verwächst sie völlig bis auf eine im vorderen Bereich der Bruttasche unmittelbar

hinter dem After gelegene Stelle, welche dann die durch Muskeln verschließbare Eingangsöffnung des geräumigen, mächtig vorgewulsteten Brutsackes bildet (Fig. 549). Bei Syngnathus sind ferner die Bruttaschen durchaus temporäre Gebilde, welche sich jeweils zur Laichzeit entwickeln, nach Entleerung der Jungen aber ebenso wie die Waben selbst wieder gänzlich oder bis auf einfache Hautfalten zurückbilden. Bei den Hippocampus-Männchen bleibt dagegen der Brutsack als eine ständige Einrichtung erhalten und nur die inneren Wabenwände schwinden, auch hierin prägt sich also die höhere Stufe dieses Typus aus.

Was die Übertragung der Eier auf den männlichen Körper anlangt, so erfolgt dieselbe wohl allgemein durch das Weibchen unter Benutzung einer vorragenden Genitalpapille. Es werden die Eier entweder direkt in den Brutsack abgesetzt oder förmlich in dessen äußere Zugangsöffnung hineingespritzt. Letzteres beispielsweise beim Seepferdchen, wo wir den Vorgang selbst schon bei einer früheren Gelegenheit (S. 116) kennen lernten, das Männchen sorgt seinerseits dann durch Windungen und Krümmungen seines Körpers dafür, daß die in den vorderen Bereich seines Brutsackes geschleuderten Eier weiter nach hinten befördert werden und so eine vollständige Füllung ermöglicht wird. Bei den Syngnathiden erfordert der Füllungsvorgang mehrere Tage und also auch wiederholte Paarungen, vollzieht sich im übrigen unter ähnlichen Bewegungen von seiten des Männchens. Die Entleerung der Jungen erfolgt bei den primitiveren Typen wohl einfach unter Lösung des Verschlußrandes der Brutfalten, aus denen sich dann die Jungen herauswinden, beim Seepferdchen vollzieht sich ihre Befreiung unter aktiver Beteiligung des Männchens, das sich dabei oft auf dem Boden wälzt, Leib und Bruttasche in heftigen Bewegungen einknickt und so die Jungen gewissermaßen auspreßt.

Fig. 549. Männchen von Hippocampus antiquorum mit gefüllter Bruttasche. (Aus Hesse-Doflein.)

Es kann bei Knochenfischen die Befestigung der Eier am elterlichen Körper noch auf eine ganz andere Weise erfolgen, sie brauchen nicht in Alveolen eingesenkt zu sein, sie können ganz im Gegenteil auf erhabenen Stielen getragen werden. Das finden wir zunächst bei einem welsartigen Fisch, bei der Gattung

Aspredo aus Südamerika[86]. Die Bauchfläche der Weibchen dieser Fische erscheint zur Laichzeit von zahlreichen Haftstielen besetzt (Fig. 550). Dieselben sind reine Hautgebilde, bestehen als solche aus einer äußeren Epidermis und inneren Bindegewebsfasern, erheben sich mit etwas verbreiterter Basis in Form eines langen beweglichen Stieles und erweitern sich auf ihrer Spitze zu einer flachen Schale, dem eigentlichen Träger des Eies. Dieses Ei ist im besonderen mit seiner Eihülle in der Schale befestigt und verharrt daselbst bis zur vollen Ausbildung des Embryos (Fig. 550 B). Die Stiele selbst entwickeln sich erst während der Eiablage. Um das auf der Körperhaut fixierte Ei bildet sich zunächst der umschließende Becher aus, er wird durch den allmählich auswachsenden Stiel emporgehoben und später nach dem Ausschlüpfen des Embryos wieder zurückgebildet. Es besetzen diese Haftstiele nicht nur die eigentliche Bauchhaut, sie finden sich in gleicher dicht gedrängter Massenhaftigkeit auf Schwanz und Flossen vor, und überall tragen sie Eier.

Haftstiele ähnlicher Art finden sich bei den Weibchen eines zweiten Knochenfisches, der Gattung Solenostoma[87], hier wiederum verbunden mit Taschenbildung.

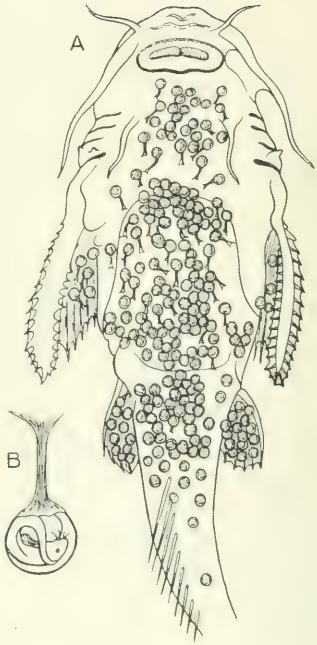


Fig. 550. Brutpflege von Aspredo laevis: A brutbesetztes Weibchen von der Bauchseite, B einzelner Tragstiel mit Embryo. (Nach Wyman[86].)

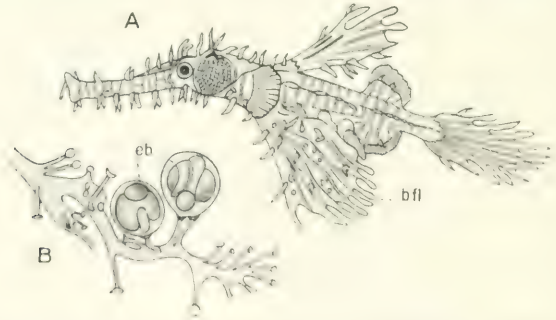


Fig. 551. Brutpflege von Solenostoma laciniatum: A Weibchen in Seitenansicht, B Hautfortsatz aus der Bruttasche mit Haftstielen und Embryonen. (Nach Willey[87].) bfl Bauchflossen, eb Embryonen.

Letztere kommt dadurch zustande, daß die Bauchflossen in der ganzen Länge ihres Oberrandes mit der Bauchwand verwachsen (Fig. 551), daß sich ferner zwischen ihren Vorderrändern eine Membran ausspannt, diese Bauchflossen somit zur Umhüllung eines geräumigen Sackes werden. Und von der Innenwand dieses Sackes erheben sich nun verzweigte Hautfortsätze, die ihrerseits einen Besatz von langgestielten Scheibchen tragen, dazu dienend, die Eier und Embryonen mit ihrer freien Oberfläche aufzunehmen (Fig. 551).

Und wieder einen neuen Ausgangspunkt für Sondergestaltung im Dienst der Brutpflege bieten die eiertragenden Extremitäten der Krebstiere — für diese selbst. Es genügen jetzt nicht mehr diese Extremitäten als solche in ihren unveränderten oder auch mehr oder weniger veränderten Teilen, sondern es entwickeln sich an ihnen direkte Neubildungen zur Aufnahme der Eier und Brut. Diese Neubildungen bestehen bei den Weibchen der Amphipoden[88] und Isopoden[89] in lamellenartigen Anhängen der Basalglieder der Thorakalbeine (Fig. 99, S. 120), sie erscheinen leicht gewölbt und fügen sich in ihrer Gesamtheit, dachziegelartig übereinander liegend, auf der Bauchseite zu einem ziemlich geschlossenen Sack zusammen, in dessen Inneres die Eier aufgenommen und bis zur vollen Ausbildung der jungen Tiere behütet werden (Fig. 357, S. 363). Besonders fest zusammengeschlossen sind die einzelnen Brutlamellen bei Asellus, wo sie auf der Bauchseite der vorderen Thorakalregion eine vollkommene, von einem besonderen Strudelapparat wohl durchlüftete Brutkammer herstellen, durch deren dünne Wände die Eier und Embryonen hindurchscheinen (Fig. 552). Zumeist sind vier Paar von Brutlamellen, entsprechend den vier vorderen Thorakalextremitäten, vorhanden, doch können Reduktionen in der Zahl derselben auftreten. So bei den Caprelliden, wo nur noch zwei Paar solcher zugegen sind, die bei Rückbildung der entsprechenden (dritten und vierten) Thorakalextremitäten direkt der Segmentwandung ansitzen (Fig. 299, S. 308), dazu nur lose zusammengefügt erscheinen. In ständigem Auf- und Zuklappen sind sie in steter rhythmischer Bewegung gegen-

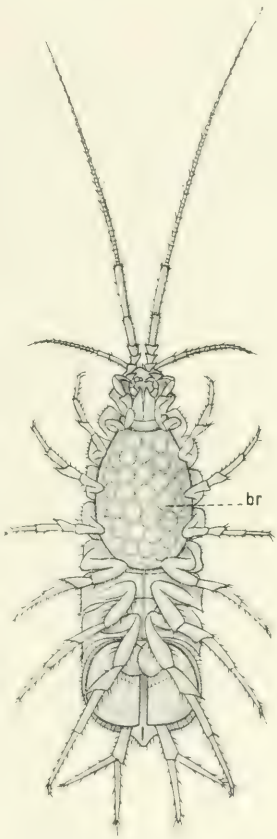


Fig. 552. Bruttragendes Weibchen von Asellus aquaticus, von der Bauchseite. (Etwas verändert nach Sars[89].) br Brutkammer.

einander begriffen, den weniger gesicherten Abschluß der Brut nach außen durch deren vortreffliche Durchlüftung mit frischem Atemwasser wettmachend.

Ganz ähnliche Brutkammern entwickeln ferner die Nebalien, die Cumaceen und die Schizopoden [90]. Bei ersteren liegt der Brutbehälter unterhalb der Thorakalregion, an seiner Bildung sind neben den eigentlichen Brutlamellen auch noch die blattförmigen Exopoditen sowie die langgezogenen flachen Endopoditen aller acht Mittelbeinpaare beteiligt. Bei den Schizopoden können bis zu sieben Beinpaare des Mittelleibes an der Schaffung von Brutlamellen beteiligt sein (Lophogaster), ihre Zahl kann sich dann aber auf drei Paare (Anchialus) und selbst auf zwei Paare (Mysis) beschränken. Bei starker Ausprägung wölbt sich der Brutsack als eine mächtige voluminöse, von Eiern erfüllte Auftreibung weit über die hintere Grenze des Cephalothorax hinaus vor (Fig. 553). Bei den Cumaceen endlich sind es von der Bauchwand entspringende lamellenartige Duplikaturen, welche in der hinteren Körperregion einen umfangreichen Brutraum herstellen.

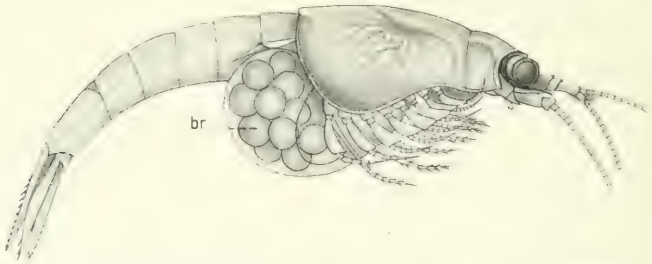


Fig. 553. Bruttragendes Weibchen von Anchialus typicus. (Nach Sars, 1885[90].) br Brutkammer.

Zu außerordentlichster Entwicklung gelangen Brutlamellen bei parasitisch lebenden Isopoden[91], sie führen hier zu radikalsten Umgestaltungen des gesamten weiblichen Körpers. Zunächst ist eine enorme Volumzunahme des Brutraumes festzustellen. So beispielsweise bei den Bopyriden. Da zeigt uns das Weibchen von Cepon elegans, das in der Kiemenhöhle eines Taschenkrebses schmarotzt, an den fünf ersten Thorakalsegmenten ganz gewaltig entwickelte Brutlamellen (Fig. 554A), denen gegenüber der eigentliche Körper fast nur noch als ein Anhängsel erscheint, ein Eindruck, der durch den Farbenkontrast beider Partien noch verstärkt wird — es liegt der zunächst kirschroten, später blauvioletten Brutkammer ein hellgraurötlicher Körper auf. Die Bruthöhle selbst besitzt eine vordere Zufluß- und eine hintere Abflußöffnung, unausgesetzte Bewegungen der Kieferfüße und der vordersten Brutlamellen sorgen dafür, daß die geräumige Höhlung von einem steten Strom frischen Atemwassers durchspült wird. Oder aber in einem anderen Falle, bei dem Weibchen von Probopyrus palaemoneticola, das an einer Garneele schmarotzt, da umstellen die Brutlamellen eine nach unten

weit offene Höhlung, welche in ihrer Gesamtheit fast die ganze Ventralseite des Tieres einnimmt (Fig. 554B). Und in einem dritten Falle, in der Familie der Dajiden, da treten zwar die eigentlichen Brutlamellen sehr zurück — sie sind zum größeren Teil zu ganz dünnen und schmalen Plättchen geworden —,

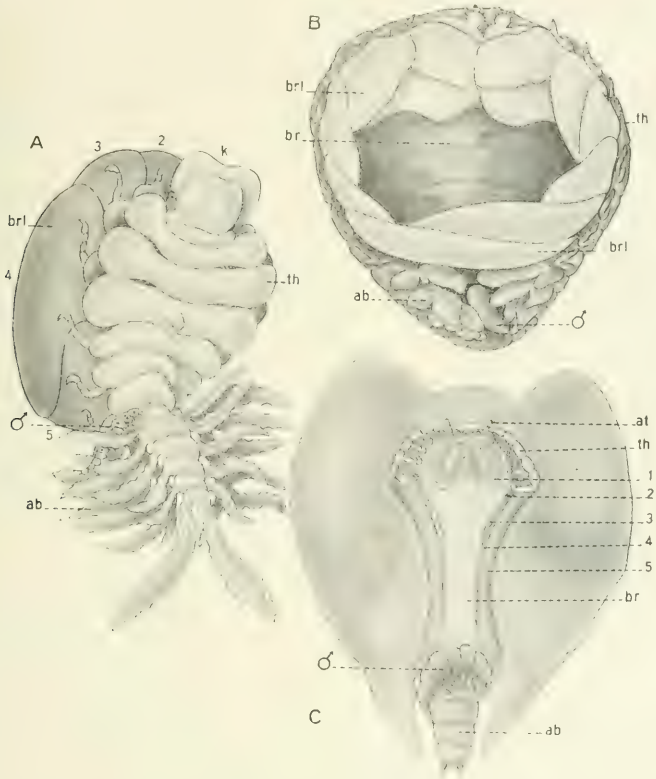


Fig. 554. Brutvorrichtungen parasitischer Isopoden: A erwachsenes Weibchen von Cepon elegans in schräger Rückenansicht; B erwachsenes Weibchen von Probopyrus palaemoneticola in Ventralansicht; C Weibchen von Prodajus ostendensis, von der Ventralseite, mit noch nicht voll ausgebildetem Brutraum. Überall ansitzend die Zwergmännchen (♂). (A nach Giard et Bonnier, 1887[91], B nach Bonnier[91], C nach Gilson[91].) ab Abdomen, at Antennen, br Brutraum, brl und 1—5 Brutlamellen, k Kopfabschnitt, th Thorax.

da haben sich aber an deren Stelle enorme Auftreibungen der seitlichen Körperpartien entwickelt (Fig. 554C), die, nach der Ventralseite vorwachsend, schließlich mit ihren freien Rändern bauchwärts zusammenstoßen und so gleichfalls

eine mächtige Bruthöhle umfassen und nach außen völlig abschließen. Mit der Ausbildung dieses gewaltigen Brutraumes ist eine sehr starke Reduktion des Vorderkörpers verbunden, er ragt eben noch durch eine vordere Öffnung aus den Saumwülsten des Brutraumes vor, und ebenso erscheint das Abdomen am Hinterende nur noch als ein kleiner gegliederter Zapfen. Völlig zurückgebildet sind die Brutlamellen bei den Cryptonisciden, hier geht die Bruthöhle aus tiefen Einfaltungen der äußeren Körperhaut hervor und beansprucht schließlich als gewaltiger Sack den größten Teil des Tieres für sich.

Es führt das Ganze bei den parasitischen Isopoden also so ziemlich zu einer völligen Auflösung der ursprünglichen äußeren Körperform, und das in einer letzten äußersten Ausprägung wohl bei den Entonisciden, etwa bei Portunion

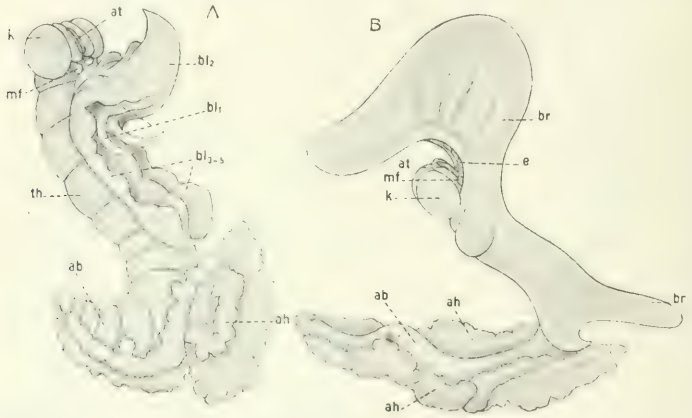


Fig. 555. Entwicklungsgang eines weiblichen Portunion maenadis: A jüngeres, B erwachsenes Weibchen. (Nach Giard et Bonnier, 1887[91].) ab Abdomen, ah Abdominalanhänge, at Antennen, bl_{1-5} Brutlamellen, br Brutraum, e Eingang zur Bruthöhle, k Kopfabschnitt, mf Kieferfüße, th Thorax.

maenadis. Man findet dessen Weibchen eingelagert in den Cephalothorax eines Taschenkrebses, des Carcinus maenas, in den es von außen her durch eine Einstülpung der äußeren Chitinwand des Taschenkrebses hinein gelangt ist, daher auch ständig mit der Außenwelt in Verbindung bleibt. Auf jugendlichen Stadien weist das Weibchen von Portunion noch einen regelmäßig gegliederten wurmförmigen Körper auf, an dem sehr bald als auffallendste Erscheinungen die Brutlamellen sich zu entwickeln beginnen (Fig. 555 A). Von diesen Brutlamellen sind die beiden vorderen Paare frei. Das erste Paar wird gänzlich von den übrigen umwachsen und zerfällt später in ein kompliziertes, frei in der Bruthöhle flottierendes Lappensystem, das zweite Paar wölbt sich kapuzenartig über dem Kopf empor (Fig. 555 B). Die übrigen Brutlamellen sind von vornherein miteinander verwachsen zu einer beiderseitig gelegenen Längsfalte. Die Insertions-

punkte derselben finden sich zunächst noch auf der Ventralseite des Körpers (Fig. 555 A), verschieben sich aber dann nach den Seiten und schließlich auf die Rückenfläche. Ihre freien Ränder schlagen sich ventralwärts um, legen sich in der ventralen Mittellinie aneinander und umhüllen so vollständig den gesamten mittleren Körperabschnitt unter Bildung eines walzenförmigen, nach hinten zipfelig ausgezogenen Komplexes (Fig. 555 B). Frei von den Brutlamellen bleibt nur der durch eingelagerte Magenabschnitte eigenartig aufgetriebene Kopf mit seinen wulstartigen Antennen und den Mundwerkzeugen, frei bleibt ferner das dorsalwärts umgeknickte Abdomen, das sich durch seinen Besatz fransenartiger Kiemenanhänge auszeichnet. Das Ganze, äußerlich von glattem und glänzendem Aussehen, ist nun zu einem überaus unregelmäßig gelappten Gebilde geworden, das zudem in seinen einzelnen Abschnitten durch den Druck der Eingeweide des Wirtstieres vielfach deformiert erscheint. Nichts erinnert mehr an die Form eines Krebstierkörpers. Im Inneren der Bruthöhle finden sich die Eier und Embryonen, für eine reichliche Bespülung mit frischem Atemwasser sorgt ein ständiger Wasserstrom, der durch eine vor dem Kopf gelegene, von einem schwammartigen Fransenkörper umstellte Öffnung eindringt (Fig. 555 B), durch eine zweite Öffnung am Ende des Brutraumes wieder abfließt, durch unablässige Bewegungen der Lappensysteme des ersten Brutlamellenpaares zudem stetig in Fluß erhalten wird.

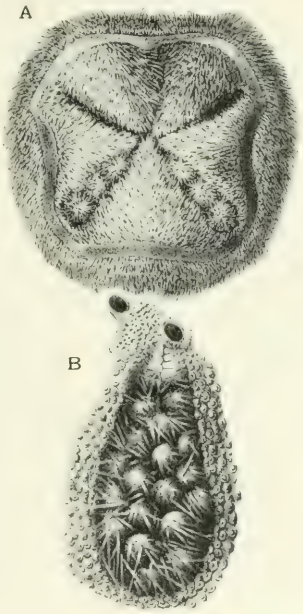


Fig. 556. Brutpflege von Hemiaster cavernosus: A Weibchen von der Scheitelfläche, mit fast fertig ausgebildeten Jungen in den hinteren Ambulakren; B einzelnes Ambulakralfeld mit noch ganz junger Brut. (Nach Agassiz[58].)

VII. Stufe. Von neuem um einen Grad inniger werden die Beziehungen zwischen Elternkörper und Brut, wenn zur Aufnahme der Brut oberflächliche Faltenbildungen nicht mehr genügen, sondern Einsenkungen der äußeren Körperfläche die Bruträume direkt in den Körper des Elterntieres hinein verlagern. In Anfängen etwa bei irregulären Seeigeln[92], wenn bei einem australischen Vertreter der Clypeastriden das ganze Scheitelfeld zu einer hufeisenförmigen Brutkammer einsinkt, oder wenn bei anderen solchen Seeigeln, wie bei Hemiaster cavernosus oder Amphipneustes kochleri, die paarigen Ambulakren sich zu tiefen dünnwandigen Längsgruben einsenken, in welche dann die Eier aus den am oberen Ende der Ambulakren gelegenen Geschlechtsöffnungen abgesetzt und, im besonderen hier durch darüber gelagerte Stacheln geschützt, bis zur Ausbildung der jungen Brut bewahrt werden (Fig. 556).

Solche Vertiefungen werden zu wirklichen Einsackungen. So bei der Meduse Eleutheria[93], wo Einstülpungen der Glockenhöhlenwand zu einem umfangreichen Brutraum am Scheitelpol zusammentreffen, so bei Aktinien[94], wo Einsenkungen der äußeren Körperwand zur Aufnahme der Brut dienen. Es sind ausschließlich arktische und antarktische Aktinien, welche derartige Bruträume ausbilden. Sie liegen bei Marsupifer valdiviae an der Außenseite des Körpers als sechs tiefe, von zahlreichen Embryonen erfüllte Säcke (Fig. 557), die, nach innen hin blind geschlossen, jeweils mit den entsprechenden Septen fest verwachsen sind, durch dieselben in ihrer Lage fixiert werden, nach außen dagegen in engen Mündungen einen offenen Zugang zeigen. Bei Epiactis marsupialis treten solche Einsenkungen der äußeren Körperwand in großer Zahl auf, sie stehen in förmlichen Längsreihen, enthalten aber dann nur je einen oder einige wenige Embryonen. Das Ganze erinnert jetzt in hohem Maße an die Alveolenbildungen, wie wir sie oben am Körper von Fischen und Amphibien kennen gelernt haben, und diese Ähnlichkeit, etwa mit Pipa, wird dann noch sehr bedeutend erhöht, wenn bei Urticina der Schutz des eingebetteten Embryos so weit getrieben ist, daß sich die aufnehmende Hauttasche vorübergehend über ihm schließt. Es sind diese Erscheinungen als Vorstufen jener tiefen Einsackungen von Marsupifer vorstellbar, darin bestehend, daß Embryonen sich zunächst an der Körperwand des Muttertieres festhefteten und dann allmählich in dieselbe einsanken.

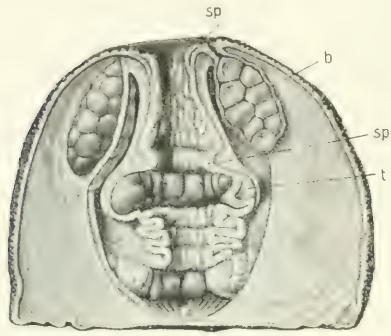


Fig. 557. Längsschnitt durch den Körper der Aktinie Marsupifer valdiviae. (Nach Carlgren[94].) b Bruttasche, sp—sp eingezogener Körperabschnitt, t eingezogene Tentakel.

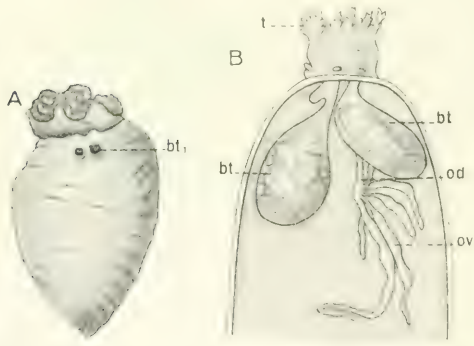


Fig. 558. Bruttaschen der Gattung Cucumaria: A erwachsenes Weibchen von Cucumaria crocea, von der Rückenfläche gesehen; B geöffneter Vorderkörper eines Weibchens von Cucumaria glacialis. (A nach Mac Bride and Simpson[95], B nach Mortensen[96].) bt Bruttaschen, bt, deren Mündungen, od Ovidukt, ov Ovarium, t Tentakelkranz.

Derartige Bruttaschen finden sich auch anderwärts. Bei den Brachiopoden[95] begegnen wir ihnen als paarigen (Argiope) oder unpaaren (Thecidium) Divertikeln des Mantelraumes, die tief in die Leibeshöhle von außen her sich einsenken und die Eier bis zur Ausbildung der Schwärmlarve in sich beherbergen. Innerhalb der Gruppe der Echinodermen treten sie bei einzelnen Cucumaria-Arten[96] als schlauchförmige Einsenkungen der äußeren Körperwand auf. Bei Cucumaria glacialis und laevigata sind sie paarig, erstrecken sie sich als dünnwandige Säcke tief in die Leibeshöhle hinein (Fig. 558 B), sind sie im Inneren von Eiern und Embryonen der verschiedensten Entwicklungsstadien erfüllt und münden sie schließlich durch eine halsartige Verengung im vorderen Körperbereich zu beiden Seiten des ventralen Ambulakrums nach außen. Auf welche Weise die Eier in die Brutsäcke hineingelangen, darüber ließen sich bisher nur vage Vermutungen anstellen, irgendetwas Tatsächliches ist darüber nicht bekannt. Auf jeden Fall aber durchlaufen die jungen Cucumarien in diesen Säcken ihre vollständige Entwicklung und bei Cucumaria crocea, wo derartige Säcke in der dorsalen Körperwand gelegen sind, demgemäß hier auch im dorsalen Interambulakrum ausmünden (Fig. 558 A), benutzen sogar die Jungen noch nach dem Ausschlüpfen den mütterlichen Körper zum längeren ersten Aufenthaltsort, wie wir bei einer früheren Gelegenheit schon erfuhren.

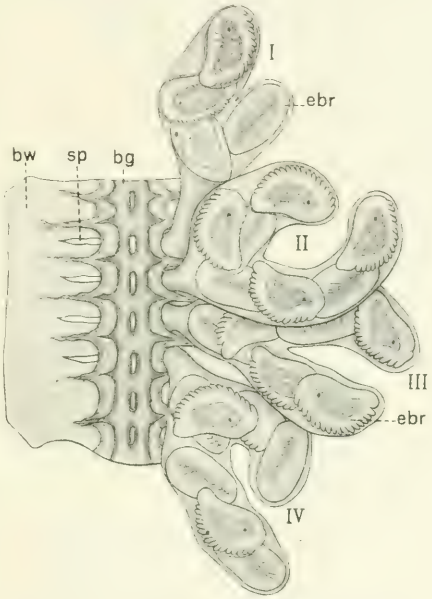


Fig. 559. Brutpflege von Sphaeroma rugicauda: Innenansicht der thorakalen Bauchfläche eines brutträchtigen weiblichen Tieres. (Nach Leichmann[97].) bg Bauchganglienkette, bw innere Bauchwand, ebr Embryonen, sp äußere Spaltöffnung, I—IV die vier Brutsäcke der einen Seite (auf der gegenüberliegenden Seite entfernt).

Schlauchförmige Einsenkungen der äußeren Haut nehmen die Embryonen bei zahlreichen Vertretern der Isopodenfamilie der Sphaeromiden auf[97]. Der eigentliche Brutraum wird hier, wie etwa bei Sphaeroma rugicauda, unter Rückbildung der Brutlamellen nicht mehr benutzt, zur Aufnahme der Embryonen sind vielmehr dünnwandige Säcke bestimmt, die sich als Einstülpungen der äußeren Hypodermis im Bereiche des ursprünglichen Brutraums herausbilden. Sie liegen hier als vier Paare in vier aufeinander folgenden Segmenten, stehen

zu beiden Seiten der Bauchganglienkette durch schmale Spalten mit der Außenwelt in Verbindung und ragen im übrigen als voluminöse zweizipflige Schläuche tief in das Innere der Leibeshöhle hinein, deren Raum sie dann, wenn sie von Embryonen erfüllt sind, in der betreffenden Körperregion zum größeren Teil für sich beanspruchen (Fig. 559). Die äußeren Spaltöffnungen dienen schließlich als Geburtsöffnungen für die völlig ausgebildeten Jungen, die leeren Brutschläuche selbst beginnen nach Erfüllung ihrer Aufgabe wieder einzuschrumpfen.

Solche Bruttaschen können zu wahrhaft charakteristischen Bestandteilen der Gesamtorganisation ihrer Träger werden. Das ist der Fall bei den niederen Säugetierordnungen der Monotremen und der Beuteltiere (Marsupialia), letztere verdanken ja direkt dieser besonderen Eigentümlichkeit ihrer Organisation den Namen. Die einfachsten Zustände finden sich bei den Monotremen[98], wo im besonderen das Weibchen des Ameisenigels (Echidna) auf seiner Bauchseite eine tiefe Bruttasche, ein Marsupium, trägt (Fig. 560). Als Einsenkung der Bauchhaut erscheint die Tasche analwärts am tiefsten, verstreicht allmählich kranialwärts in Form seichter Hautfalten, nimmt aber dabei den Milchdrüsenapparat noch in sich auf. Im zentralen Bereich der Tasche tritt die eigentliche Hautmuskulatur ganz zurück, an ihrem Rande verstärkt sie sich zu einem abschließenden Sphinktermuskel. Fast stets wird in diesem Brutbeutel nur ein einziges Junges getragen. Das Ei wird wahrscheinlich durch den Sphinktermuskel vom Boden, auf dem es zunächst abgesetzt wurde, aufgenommen, dann regelrecht bebrütet – die Temperatur steigt in dem Beutel von einer Körpertemperatur von 28° bis 30° auf etwa 35° — und weiter schließlich auch das ausgeschlüpfte Junge bis zu ansehnlicher Größe darin bewahrt. Die zunehmenden Körperdimensionen des wachsenden jungen Tieres dehnen dann den Brutbeutel weit

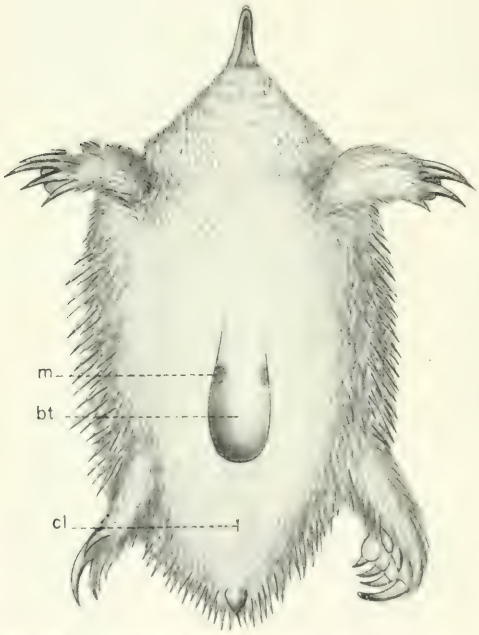


Fig. 560. Weibliche Echidna von der Bauchseite mit Brutbeutel. (Nach Haacke[98].) bt Brutbeutel, cl Kloakenöffnung, m Mammardrüsen.

aus, ebenso wie er nach der Trennung des Jungen von der Mutter wieder verstreicht. Das Ganze stellt einen wirklichen Brutapparat dar, ein Inkubatorium, wie man es genannt hat, und hat als solches eine recht interessante Geschichte[99]. Wir dürfen uns vorstellen, daß die eierlegenden Vorfahren der Säugetiere ihre Eier in ganz ähnlicher Weise bebrüteten wie jetzt noch die Vögel, daß sie zunächst ähnliche Brütorgane besaßen, wie wir sie oben von diesen Vögeln kennen lernten, daß im Bereich dieser Brütorgane die Hautmuskelschicht zurücktrat, ganz wie wir es bei den Vögeln heute noch sehen, und daß dann diese muskelfreie Hautpartie schließlich als Ort geringeren Widerstandes das Ei in sich aufnahm und barg. Auch dazu findet sich noch eine Parallele bei den Vögeln. Beim Albatroß (Diomedea) liegt hinter dem Brustbein ein nackter Brutfleck in Form einer schlitzförmigen Hautfalte, in diese wird das einzige Ei bei der Bebrütung eingeschlossen, so fest, daß selbst beim Aufstehen des Vogels das Ei darin festgeklemmt haften kann[100]. Beim Abfliegen des Vogels bleibt es aber natürlich im Nest zurück. Gewißlich haben wir hier nur eine analoge Parallelerscheinung vor uns, beide Erscheinungen gehen aber wohl auf ähnliche Ausgangsbildungen zurück. Bei dem zweiten lebenden Vertreter der Monotremen, bei dem Schnabeltier (Ornithorhynchus), fehlt jegliche Andeutung eines Brutbeutels, sein Fehlen ist wohl auf den Einfluß des Wasserlebens dieser Tiere zurückzuführen.

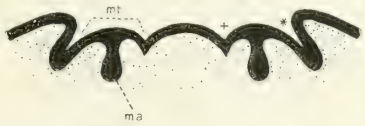


Fig. 561. Schematische Darstellung der Beutelentwicklung eines Beuteltieres, im Querschnitt durch die beiderseitigen Marsupialtaschen. (Nach Bresslau[101].) ma Zitzenanlage, bei + mediale, bei * laterale Umwallung der Marsupialtasche (mt)

Auf einer selbständigen, von den Monotremen unabhängigen Grundlage scheint sich dann weiter das Marsupium der Beuteltiere entwickelt zu haben. Seine Bildung geht nicht aus von einer unpaaren Einsenkung der äußeren Haut wie bei den Monotremen, sondern es sind paarige Systeme sich frei erhebender, in einer gewissen Beziehung zu dem Milchdrüsenapparat stehender Hautfalten, die sich bei den Beuteltieren zu einer Bruttasche zusammenschließen[101]. Es leiten sich diese Hautfalten ab aus sogenannten Marsupialtaschen, geschlossenen, die Zitzenanlagen umfassenden Ringfalten (Fig. 561), die als solche wohl die ursprüngliche Aufgabe besaßen, Schnauze und Kopf des saugenden Jungen zu umschließen und an der Zitze zu fixieren, wie wir es von solchen allerdings sekundär zur Laktationszeit erst entstehenden Taschen heute noch bei Sminthopsis crassicaudata beobachten können (Fig. 562). Eine stärkere Ausbildung und nachfolgendes Zusammenwachsen der äußeren Abschnitte dieser dicht aufeinander folgenden Marsupialtaschen, ein gleichzeitiges Verstreichen ihrer

Fig. 562. Beuteljunges von Sminthopsis crassicaudata, angesaugt an die (punktiert angedeutete) Zitze und umfaßt von einer Marsupialtasche. (Nach Bresslau[101].)

inneren Teile ließ dann das einheitliche, die Zitzen in sich einschließende Marsupium entstehen. Und zwar ein solches von sehr mannigfacher Form[102]. Es fehlt das Marsupium zunächst einzelnen Vertretern der Familie der Didelphyiden, und zwar vollständig der Gattung Peramys, zumeist der Gattung Marmosa. Bei Marmosa murina finden sich die verschiedensten Zustände nebeneinander: das Marsupium kann ganz fehlen, es kann als seitliche Hautfalten auftreten, es kann in diesen Falten zu einem wirklichen Beutel zusammengeschlossen sein. Erfolgt die Vereinigung der beiderseitigen Faltensysteme dann weiterhin sowohl vorn wie hinten, so erhalten wir ein kreisförmig geschlossenes Marsupium mit ventralwärts gerichteter Öffnung, so bei Dasyurus viverrinus (Fig. 563); geht diese Vereinigung vorzugsweise am hinteren Ende vor sich, so ergibt sich daraus

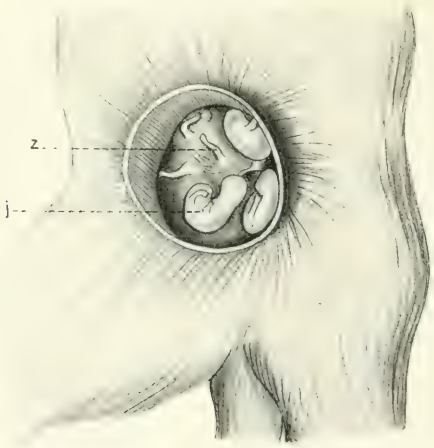


Fig. 563. Bauchfläche eines weiblichen Tieres von Dasyurus viverrinus mit Marsupium. (Nach Katz[102].) j Junges, z Zitzen.

ein nach hinten ausgehöhltes, kopfwärts sich öffnendes Marsupium, so bei Thylacinus cynocephalus (Fig. 564), Didelphys marsupialis, Phalangista vulpina, überhaupt bei kletternden sowie aufrecht sich tragenden Formen; oder endlich die Vereinigung der Falten vollzieht sich am Vorderende, dann ist der Beutel kaudalwärts offen, so bei Phascologale minutissima, bei Perameles obesula, bei Sarcophilus ursinus. In einzelnen Fällen kann sekundär der Beutel sich wieder vollständig zurückbilden, das ist eingetreten bei Myrmecobius fasciatus, wo dann die Jungen in einer seichten, vor der Kloake gelegenen Vertiefung getragen werden.

Es dient also das Marsupium zur Aufnahme der Jungen, die auf einer noch sehr unfertigen Entwicklungsstufe geboren werden und den größeren Teil ihrer

Ausbildung in diesem Brutbeutel durchlaufen, angesaugt an die Zitzen der Mutter. Diese extrauterine Entwicklung kann monatelang dauern, die Jungen zeigen während dieser Zeit ein sehr bedeutendes Größenwachstum und dementsprechend das Marsupium eine außerordentliche Dehnungsfähigkeit. Zumeist finden sich bei vorherrschender Multiparität mehrere oder selbst zahlreiche Junge in dem Marsupium, ein einziges Junges wird geworfen von Macropus und Phascolarctus. In den Beutel hinein gelangen die Jungen durch eine aktive Betätigung der Mutter, insofern diese, wie es bei Macropus rufus beobachtet worden ist[103], das neugeborene Junge vorsichtig mit den Lippen erfaßt und in den vorher sorgfältig mit den Vorderpfoten hergerichteten Beutel hineinsteckt.

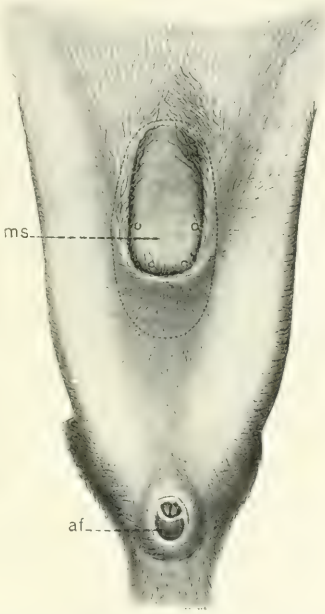


Fig. 564. Bauchfläche eines weiblichen Tieres von Thylacinus cynocephalus mit Marsupium. (Nach Carlsson[102].) af After, ms Marsupium.

Allen höheren Säugetieren fehlt jegliche Andeutung eines Marsupiums. Dasselbe ist eine Sondererwerbung der selbständigen Stämme der Monotremen und Beuteltiere, und alle Behauptungen eines Nachweises von Beutelrudimenten bei den echten Plazentaliern sind hinfällig.

Vielleicht am engsten mit der Gesamtorganisation verknüpft erscheint der Brutraum bei gewissen niederen Krebstieren. Bei den Cladoceren[101] stellt er eine ständige, auf der Rückenfläche des Körpers zwischen Rückenhaut und Schalenduplikatur gelegene tiefe Einbuchtung dar, die vielfach durch einen besonderen Verschlußapparat sicher gegen das umgebende äußere Medium des Wassers abgeschlossen ist (Fig. 565). Es bilden sich für diesen Verschluß entweder besondere Hautzipfel aus, die, von der Rückenfläche sich erhebend, der Schalenwand anliegen, so bei Daphnia, Simocephalus, Moina; oder es senken sich von der Innenfläche der Schale hufeisenförmige Leisten auf die Rückenfläche herab, wie bei Daphnella und Sida; oder endlich gar es kommt zu einer Verwachsung von Schalenrändern und Rückenwand, wie bei den Polyphemiden. Ist diese Verwachsung eine vollständige, so ist auch der Abschluß des Brutraumes gegen die Außenwelt ein absoluter, so bei Bythotrephes, Evadne, Podon. Und während sonst die Entlassung der jungen Larven — denn bis zu deren vollen Ausbildung verläuft die Embryonalentwicklung innerhalb des

Brutraumes — einfach dadurch erfolgt, daß Rückenfläche und Schalenwand sich im Bereiche des Verschlußapparates durch energische Abwärtsbewegung des Abdomens voneinander abheben und einen Spalt freigeben, so kann eine solche Entlassung jetzt nur noch durch eine direkte Rißbildung unter Zerfall des geschlossenen Brutraumes vor sich gehen, worauf dann freilich eine Neubildung desselben einsetzt. Der Eintritt der Eier in den Brutraum geschieht ganz unmittelbar von der Mündung der Eileiter aus, da diese ja direkt in ihn hineinführen.

Unter gewissen Umständen gehen aus dem Brutraum der Cladoceren eigenartige Weiterbildungen hervor. Mit dem Generationswechsel dieser Krebstiere

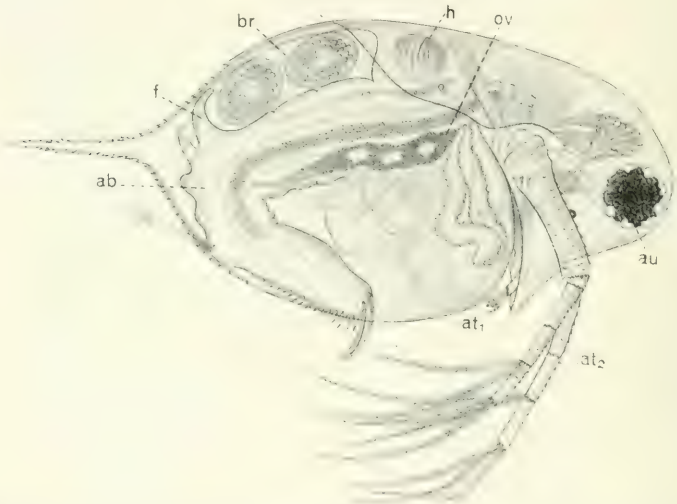


Fig. 565. Weibchen von Daphnia longispina. (Nach Leydig[104].) ab Abdomen, $at_{1,2}$ die beiden Antennen, au Auge, br Brutraum, f Verschlußzipfel des Brutraumes, h Herz, ov Ovarium.

ist ja die Erzeugung zweierlei verschiedener Eiformen verbunden, parthenogenetisch entstehender Simultaneier und befruchteter Dauereier. Letztere sind durch besonders dicke Schalen in erhöhtem Maße gegen äußere Unbilden geschützt, vor allem gegen Eintrocknen und Erfrieren. Es kann dieser Schutz nun dadurch verstärkt werden, daß der Brutraum als solcher eine weitere Umhüllung abgibt. In Anfängen bei der Familie der Lynceiden, wo durch eine Häutung der den Brutraum umschließende Teil der Schale mitsamt den Dauereiern abgestoßen wird, in sehr vollendeter Form dann aber in der Familie der Daphniden (bei Daphnia, Simocephalus, Ceriodaphnia, Moina und anderen). Es kommt hier zur Ausbildung des sogenannten Ephippiums[105]. Dasselbe sitzt bei

Daphnia (Fig. 566) als ein schwarzbrauner sattelförmiger Körper der hinteren Rückenfläche auf, in seinem Inneren die fertig ausgebildeten Dauereier umschließend. Es stellt ganz so wie die normale Schale ein chitinöses Abscheidungsprodukt der Hypodermis im Bereiche des Brutraumes dar, aber ein solches von komplizierterer Struktur. Seine Wandung ist von langgestreckten sechsseitigen hohlen Prismen senkrecht durchsetzt, eine besonders starke dunkelbraune Kutikularschicht übernimmt den äußeren Abschluß, tiefe Ausweitungen des inneren Hohlraumes, sog. Eilogen, dienen für die Aufnahme der Eier und treten je nach den einzelnen Gattungen bald in der Zweizahl (Daphnia), bald in der Einzahl (Moina) auf. Der ganze Apparat, der zunächst nach seiner Fertigstellung zwischen der Hypodermis und der alten Schale gelegen ist, wird während einer Häutung zusammen mit dieser alten Schale abgesetzt. Die beiden Hälften des Ephippiums klappen dann zusammen, pressen fest zwischen sich in die Eilogen die Dauereier hinein und werden selbst dauernd zusammengehalten durch die Federkraft eines verdickten Rückenbandes, geben also alles in allem eine sehr wirksame Schutzkapsel ab. Zugleich dient das Ephippium freilich auch noch als Schwimmapparat einer Ausstreuung der abgesetzten Eier, insofern die prismatischen Hohlräume seiner Wände sich mit Luft füllen, so eine Art von Schwimmgürtel herstellen und das Ganze auf der Wasseroberfläche treibend erhalten.

Fig. 566. Weibchen einer Daphnia mit Ephippium (ep). (Nach Jurine[105].)

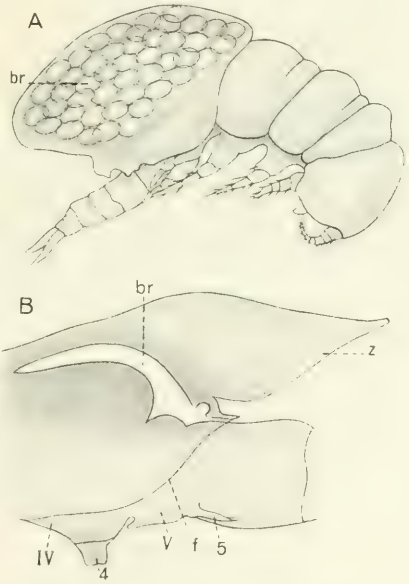


Fig. 567. Morphologie des Brutraumes ascidienbewohnender Copepoden: A Weibchen von Doropygus pulex in Seitenansicht, mit eiererfülltem Brutraum; B Seitenansicht des leeren Brutraumes von Notopterophorus elongatus. (A nach Canu[107], B nach Kerschner[107].) br Brutraum, f Seitenrand der Brutraumduplikatur, z zipfelförmiger hinterer Fortsatz derselben, IV—V Thorakalsegmente, 4—5 Thorakalextremitäten.

Weit weniger allgemein ist ein derartiger Brutraum bei Ostracoden verbreitet, er ist hier anzutreffen vorzugsweise bei marinen Schalenkrebsen, insbesondere bei der Familie der Cypridiniden[106], wo er sich gleichfalls zwischen Schale und Rückenfläche des Tieres einschiebt. Und noch vereinzelter findet er sich bei Copepoden. Hier sind es die in dem Kiemendarm von Seescheiden schmarotzenden Ascidiocoliden[107], welche einen solchen Brutraum erworben haben, in offenbarer Anpassung an ihren Aufenthaltsort, dessen lebhafte strudelnde Wasserdurchströmung frei anhängende Eierballen, wie sie sonst die Copepoden tragen, wohl allzusehr gefährden würde. Der Brutraum selbst nimmt wiederum die Rückenfläche des Tieres ein, über die er sich nach hinten in Form eines Sackes emporwölbt (Fig. 567 A); er verdankt seine Entstehung einer Hautduplikatur, die zumeist von dem vierten, in einigen Fällen aber schon von dem zweiten Brustsegment sich erhebt, nach hinten umschlägt und mit ihrem freien Hinterrand schließlich der Rückenfläche des ersten Abdominalsegmentes lose

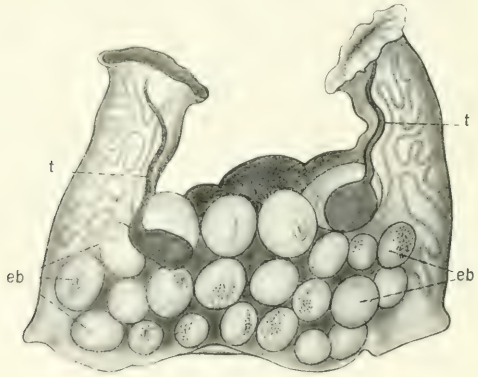


Fig. 568. Erwachsenes Tier der festsitzenden Ctenophore Tjalfiella tristoma, mit zahlreichen Embryonen. (Nach Mortensen[109].) eb Embryonen, t Tentakel.

sich auflegt (Fig. 567 B). An eben dieser Stelle liegt dann auch die Austrittsöffnung der jungen Larven, die bis zur vollen Ausbildung des Nauplius in dem Brutraum verharren. In diesen hinein gelangen die Eier wiederum auf dem einfachen Wege, daß die Ovidukte in ihn einmünden und so die Eier direkt in ihn absetzen können.

VIII. Stufe. Ein letzter, der eingreifendste Schritt führt dazu, daß die Brut von Innenräumen des elterlichen Organismus aufgenommen und bewahrt wird. Auch darin gibt es noch mehrere Stufen. Unmittelbar aus der Genese der Geschlechtsprodukte verständlich wird es, wenn bei Korallentieren so vielfach der Gastrovascularraum als Brutraum verwendet wird. Die Eier entwickeln sich an dessen Septen, werden hier befruchtet und verbleiben da vielfach bis zur Ausbildung der jungen Schwärmlarven und noch darüber hinaus, um dann

schließlich durch die Mundöffnung hindurch das Freie zu gewinnen. Solche Verhältnisse herrschen bei vielen Aktinien, bei Gorgoniden, Sympodium und anderen[108]. Eine eigenartige Weiterbildung haben diese Verhältnisse dann bei einer Rippenqualle, bei der festsitzenden Tjalfiella tristoma, erfahren[109]. Im Zusammenhange mit der festsitzenden Lebensweise hat das Tier seine Ctenophorenorganisation recht beträchtlich umgestaltet (Fig. 568). Zur Festheftung auf der Unterlage dient der Mundpol, dessen beide Ecken dann turmartig ausgezogen und mit sekundären Mundöffnungen versehen wurden; beträchtliche Lageverschiebungen haben ferner Tentakel und Sinnesorgane erfahren. Die Eier gelangen aus den Gonaden zunächst in die Hauptkanäle des Gastrovascularsystems, von da in dessen verästeltes Hautgefäßsystem und lagern sich hier ab. Es bildet sich um jedes Ei ein besonderer Brutraum aus und in diesem vollzieht sich die Entwicklung bis zu einer typischen jungen Rippenqualle, die schließlich dadurch frei wird, daß sie direkt die Körperhaut des Muttertieres durchbricht.

Teile der Magenhöhle werden auch noch zur Aufnahme der Brut verwendet bei einem Seestern, dem Stichaster nutrix[110], wo im besonderen fünf selbständige Magenaussackungen diese Aufgabe übernehmen und so auch eine gewisse räumliche Isolierung die physiologisch so sehr abweichend sich betätigenden Abschnitte des Darmtraktus voneinander trennt (Fig. 569). Noch schärfer ist eine solche Sonderung durchgeführt bei Ascidien. Bei ihnen ist es nicht der eigentliche Darm, sondern sind es die den Kiemenabschnitt des Darmtraktus umgebenden Räume, also Peribranchial- und Kloakenräume, welche die Embryonen beherbergen[111]. Bei vielen Ascidien bleiben diese Räume von der Gegenwart der Embryonen völlig unbeeinflußt, sie erscheinen höchstens erweitert oder schließlich auch, wie bei Styelopsis, von einem verstärkten Balkenwerk zum Schutze der Embryonen gegen Druckwirkungen durchzogen. Bei Synascidien aber, und zwar im besonderen bei manchen Polycliniden und bei allen Distomiden, da entwickeln sich aus ursprünglich einfachen Erweiterungen förmliche Ausbuchtungen, wirkliche Brutsäcke. Solche erstrecken sich weit in den Zellulosemantel der Kolonie hinein als lange, oft spiralig gewundene Schläuche, die ihren Zusammenhang mit dem Peribranchialraum oder noch häufiger mit dem Kloakenraum nur noch durch einen engen Verbindungsgang wahren (Fig. 570). Sie erreichen einen ganz besonders mächtigen Umfang bei Distaplia und Colella, wo sie die Länge des ganzen Tieres erheblich übertreffen können und dann eben häufig am Ende spiralig eingerollt sind. Ihr Inneres ist erfüllt von Embryonen, die vielfach die Eigentümlichkeit zeigen, daß am geschlossenen Ende des Brut-

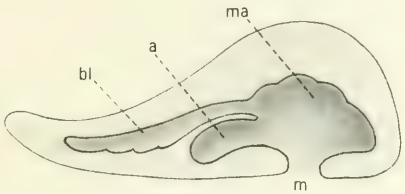


Fig. 569. Schematische Darstellung des Brutraumes von Stichaster nutrix, im Schnitt durch Scheibe und Arm. (Nach Studer[110].) a Brutraum, bl Armdivertikel des Magens, m Mund, ma Magen.

sackes die jüngsten, am Anfangsteil die ältesten Keime liegen. Nun, das hängt damit zusammen, daß, wie es bei Distaplia festgestellt ist, bei der Ausbildung des Brutsackes die Eileitermündungen sich an sein Blindende verlagern und somit unmittelbar in den Brutsack hinein die Eier absetzen können. Naturgemäß müssen dann die zuerst abgelegten und mithin am weitesten in der Entwicklung vorgeschrittenen Eier allmählich nach dem Anfangsteil des Brutsackes hin verschoben werden. Bei Distaplia und Colella ist noch die weitere Besonderheit festzustellen, daß die Muttertiere nach Erfüllung ihrer geschlechtlichen Funktionen zugrunde gehen und die Brutsäcke selbständig die Embryonen zur vollen Ausbildung bringen, also gewissermaßen ihre Muttertiere überleben. Sie liegen dann in größerer Zahl frei in dem gemeinsamen Zellulosemantel der Kolonie, verschieben sich mit ihren Mündungen an dessen Oberfläche und können schließlich hier als Ganzes samt ihrem Inhalt, der nun seine Embryonalentwicklung vollendet hat, ausgestoßen werden.

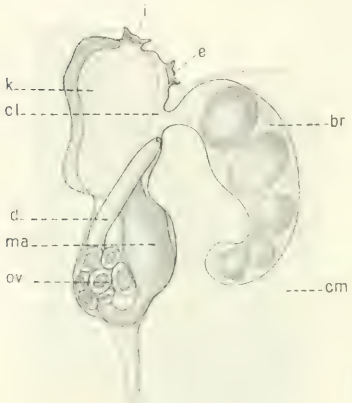


Fig. 570. Einzelindividuum von Colella pedunculata mit Brutsack. (Ergänzt nach Herdman[111].) br Brutsack, cl Kloakenraum, cm Cellulosemantel, d Enddarm, e Egestionsöffnung, i Ingestionsöffnung, kd Kiemendarm, ma Magen, ov Ovarium.

In einer eigenartigen Form kann selbst bei Wirbeltieren der Darmtraktus im Dienste der Brutpflege Verwendung finden, mit seiner Eingangspforte, der Mundhöhle. Das ist der Fall bei Knochenfischen, bald bei Weibchen und bald bei Männchen. Im allgemeinen haben da ja gerade letztere vielfach die Aufgabe einer Überwachung der Brut übernommen (vergl. S. 526), und dabei pflegen sie nun Eier und Junge, welche aus dem schützenden Nest herausgeraten, mit dem Maule zu ergreifen und in dasselbe zurückzubringen. So verfahren beispielsweise die Männchen der Makropoden[3] und bei Formen wie Geophagus gymnogenys hat man sogar beobachtet, daß das Männchen selbst den Schwarm der Jungfische, den es begleitet, in dieser Weise zusammenhält[112]. Aus solchen Anfängen heraus mag sich dann wohl die seltsame Form der Maulbrutpflege entwickelt haben[113]. In ihrer ganzen Eigenart soll sie uns zunächst als Beispiel ein Wels, Arius falcarius, vorführen. Sobald hier das Weibchen ein Eierhäufchen abgesetzt hat, wird letzteres von dem Männchen mit dem Maul erfaßt und in der geräumigen Schlundhöhle verstaut. Fünfzehn und noch mehr Eier können derart auf einmal aufgenommen werden, sie verharren da, die ganze Kehlregion mächtig auftreibend (Fig. 571) bis zur vollen Resorption des Dotters und mithin bis zum Abschluß der Embryonalentwicklung. In dieser typischen Form treffen wir die

Maulbrutpflege bei zahlreichen Knochenfischen an, in der Familie der Siluriden außer dem bereits genannten Arius noch bei Galeichthys, Conorhynchus, Felichthys, Osteogeniosus, bei einzelnen Cyprinodontiden (Fundulus-, Haplochilus-

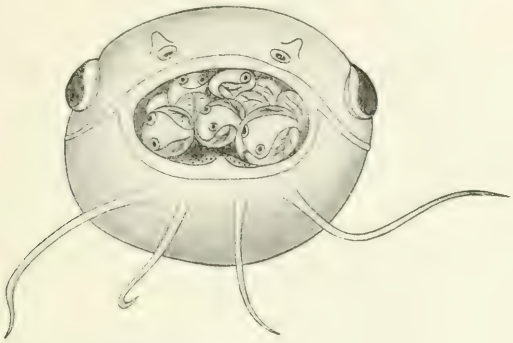


Fig. 571. Vordere Stirnansicht eines eiertragenden Männchens von Arius falcarius. (Nach Willey[113].)

Arten), bei Serraniden (Apogon nigripennis), bei Trachiniden (Trematomus bernacchi), bei Cheilodipteriden (Cheilodipterus) und endlich sehr allgemein bei den Cichliden (Geophagus, Tilapia und anderen). Vorzugsweise sind es die Männchen, welche diesem Brutgeschäft sich unterziehen, doch können es auch die Weibchen sein, so vor allem bei den afrikanischen Cichliden der Gattungen Tilapia, Pelmatochromis, Ectodus und Tropheus. Als Ort der Brutpflege dient überall die Rachenhöhle, sie erscheint häufig von Eiern und Embryonen derart erfüllt, daß eine Nahrungsaufnahme während der Zeit der Brutpflege zur Unmöglichkeit wird. Bei Arius-Männchen ist während dieser Zeit der Ösophagus völlig verschlossen, der leere Darmtraktus ganz zusammengeschrumpft; der elterliche Organismus ist also dann zu seinem Unterhalt ganz auf seine Reservestoffe angewiesen. Die Brut dagegen ist wohl versorgt, sie findet nicht nur trefflichsten Schutz, sie ist zugleich von einem steten Strom frischen Atemwassers umströmt. Zuweilen sind sogar noch besondere Schutzeinrichtungen getroffen, um die Eier vor dem Herausfallen aus der Rachenhöhle

Fig. 572. Bruttragendes Weibchen von Pelmatochromis lateralis. (Nach Pellegrin, 1903[113].) s häutiger Mundsaum.

zu bewahren; bei dem bruttragenden Weibchen von Pelmatochromis lateralis verhütet das ein hinter dem Zahnrand des Oberkiefers vorspringender häutiger Saum (Fig. 572). Die Zeitdauer der Brutpflege kann eine sehr beträchtliche sein, sie dauert vielfach nicht nur bis zum Ausschlüpfen der Jungen, sondern darüber hinaus bis zur Resorption des gesamten Dottersackes und bis zur vollen Ausbildung der jungen Fische. Und gelegentlich selbst noch darüber hinaus, insofern man bei Tilapia natalensis beobachten konnte, wie die bereits ausgeschwärmten und das Elterntier umschwimmenden Jungfische bei der geringsten drohenden Gefahr in der Rachenhöhle des Elterntieres Schutz suchten, auch des Abends noch eben dahin zurückkehrten. Ähnliches kennt man von Geophagus-Arten.

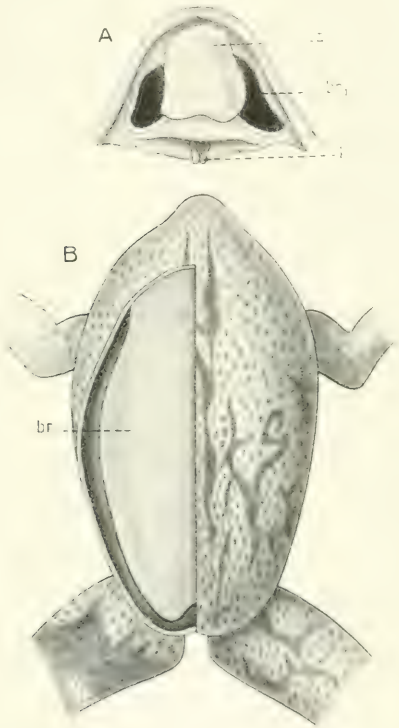


Fig. 573. Brutpflege des männlichen Rhinoderma darwini: A Ansicht des Mundhöhlenbodens, B Rumpf von der Bauchseite, mit entfernter rechter Bauchdecke. (Nach Howes[115].) br Brutsack mit durchscheinenden Jungen, br$_1$ Eingang des Brutsackes, k Kehlkopf, z Zunge.

Wie weit der Fall eines blinden Höhlenfisches Nordamerikas, des Amblyopsis spelaeus, hierher gehört, ist noch nicht klar zu ersehen. Gewöhnlich wird diese Art als vivipar angesehen, indessen soll das Weibchen vielmehr seine Eier bis zur vollen Ausbildung der jungen Fische unter seinen eigenen, sehr weiten Kiemendeckeln mit sich tragen[114].

Ein zweites Mal tritt dagegen ganz unzweifelhaft unter Wirbeltieren die Rachenhöhle als Brutraum auf bei einem Frosch, bei dem chilenischen Nasenfrosch, Rhinoderma darwini[115]. Nur daß es da nicht die eigentliche Rachenhöhle selbst ist, sondern eine geräumige Aussackung derselben, welche die Embryonen aufnimmt. Zur Zeit ihrer größten Ausdehnung erstreckt sich diese Aussackung als dünnwandiger Kehlsack über die ganze Bauchfläche des Frosches, und zwar des männlichen Frosches, nach hinten reichend bis in die Weichengegend, seitlich sich ausdehnend bis zu den Querfortsätzen der Wirbel (Fig. 573B). Morphologisch ist der Kehlsack

abzuleiten aus den Schallblasen (vergl. dazu S. 427, Fig. 421). Dementsprechend mündet er mit paarigen, zu beiden Seiten der Zunge gelegenen Öffnungen in die Mundhöhle aus (Fig. 573A), wird dann aber freilich zu einem unpaaren Sack, der in dem angegebenen Umfang sich frei zwischen die äußere Körperhaut und die Bauchmuskulatur eindrängt, im übrigen aber auch jetzt noch seine ursprüngliche Paarigkeit durch eine bilateral symmetrische Form sowie durch paarige Endzipfel bezeugt. In histologischer Hinsicht ist er zunächst von einem mehrschichtigen Epithel, einer Fortsetzung der Mundschleimhaut, ausgekleidet, dazu tritt eine Muskelhülle und lockeres Bindegewebe. Außerhalb der Fortpflanzungszeit erscheint der Kehlsack sehr beträchtlich zurückgebildet, erst die Aufnahme der Eier und das Wachstum der Jungen läßt ihn zu so gewaltigen Dimensionen anschwellen. Die Aufnahme selbst erfolgt wahrscheinlich in der Weise, daß das Männchen die vom Weibchen abgelegten, sehr großen

Fig. 574. Bruttragendes Weibchen von Symphynota complanata (monogene Süßwassermuschel). (Nach Lefevre and Curtis[116].) br Brutkieme.

und dotterreichen Eier nach vollzogener Befruchtung mit dem Munde aufnimmt und abwechselnd in die rechte und linke Öffnung des Kehlsackes hineinpreßt. Hier machen dann die Eier ihre ganze Embryonalentwicklung durch, noch mehr, es durchlaufen die Larven hier auch ihre gesamte Metamorphose, als fertige kleine Frösche verlassen sie schließlich durch eigene Kriechbewegungen den väterlichen Brutsack.

Einer zur Brutpflege hinführenden Funktionsänderung können fernerhin Atmungsorgane sich unterziehen, die Kiemenorgane vieler Muscheln. Am allgemeinsten wohl in der Familie der Süßwassermuscheln der Najaden[116], wo eine so charakteristische Mannigfaltigkeit der Erscheinungen zu beobachten ist, daß man darauf eine systematische Gruppierung innerhalb der Familie aufgebaut hat. Da können alle vier Kiemen als Brutbehälter auftreten (Tetragenae mit Quadrula, Margaritana), da können nur die inneren (Endobranchien) oder nur

die äußeren Kiemen (Exobranchien) als solche dienen. Im letzteren Fall kann dann noch die ganze Kieme durch die aufgenommene Brut mächtig aufgeschwellt werden (Monogenae mit Unio, Anodonta, Symphynota, Fig. 574), es können auch nur Teile derselben als Brutbehälter herangezogen werden, seien es etwa nur die mittleren Partien oder nur die dann häufig vielfach gefälteten Außenränder (Heterogenae mit Lampsilis, Cyprogenia, Ptychobranchus, Fig. 575). Als eigentliche Bruttaschen dienen überall die zwischen auf- und absteigender Lamelle einer jeden Kieme gelegenen, vom Atemwasser durchströmten Räume. Dieselben werden durch die interlamellären Brücken, welche die einander gegenüberliegenden Teile von auf- und absteigender Lamelle verbinden, in eine große Zahl aufeinander folgender Spalträume, sog. Intersegmentarspalten oder Wasserkanäle zerlegt, und in diesen lagern sich die Eier ab (Fig. 576). Es werden letztere zunächst in die über den Kiemen gelegenen Räume ausgestoßen, durch das vom Atemwasser mitgeführte Sperma befruchtet und endlich mit dem gleichen Wasserstrom in die Intersegmentarspalten hineingeführt. Sie durchlaufen hier, zumeist

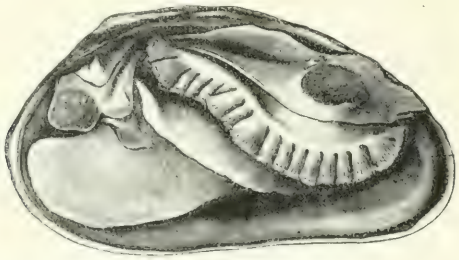


Fig. 575. Bruttragendes Weibchen von Ptychobranchus phaseolus (heterogene Süßwassermuschel). (Nach Lefevre and Curtis[116].) br Brutkieme.

eng zusammengepackt als scheibenförmige oder zylindrische Massen, ihre volle Entwicklung bis zur Ausbildung der Glochidienlarve und werden dann entweder alsbald entleert wie bei Unio, Quadrula, Margaritana, oder aber sie verweilen in dem Brutraum noch lange nachher, wie etwa bei Anodonta, Lampsilis, Symphynota, wo die Eiablage Ende Sommers erfolgt, die Entleerung der Glochidien aber erst im nächsten Frühjahr oder Sommer vor sich geht. Damit sind nun noch weitere Umbildungen im Bereiche der Bruträume verbunden. Zunächst liegen die Eier und Embryonen im Inneren der freien Intersegmentarspalten, so etwa bei Unio und Quadrula (Fig. 576A). Bei Anodonta aber, wo also eine längere Brutperiode besteht, da schließen sich die eigentlichen Bruträume als mittlere Bezirke der Intersegmentarspalten von deren Seitenteilen durch vorwachsende Epithelfalten der Interlamellärbrücken ab (Fig. 576B); sie sind nun gänzlich aus dem Atemapparat ausgeschaltet und schmale Randkanäle dienen allein noch der Wasserzirkulation. Es sind nun wirkliche Brutkapseln entstanden, zumal diese auch dorsalwärts sich durch ein Septum völlig abschließen.

Das führt zu einer höchsten Steigerung in einer anderen Gruppe von Süßwassermuscheln, bei Cyclas und ihren Verwandten, als Familie der Sphaeriiden neuerdings zusammengefaßt[117]. Dieselben können uns zunächst ein Beispiel des Endobranchien-Typus abgeben, wenn wir diesen Begriff von den Najaden aus verallgemeinern wollen, insofern es bei ihnen stets die innere Kieme allein ist, welche die Brut in sich aufnimmt. Die allgemeinen Verhältnisse bleiben die gleichen, das heißt, es geben wiederum die zwischen den Interlamellärbrücken gelegenen intersegmentaren Spalträume die Brutbehälter ab, daneben tritt aber in deren Bereich die Herausbildung besonderer Brutkapseln unvergleichlich viel stärker hervor (Fig. 576C). Und zwar dadurch, daß die in die Intersegmentarspalten geratenen Eier von Teilen der Interlamellarbrücken umwachsen und so in besondere Säckchen eingeschlossen werden, deren innere Wandzellen sehr bald

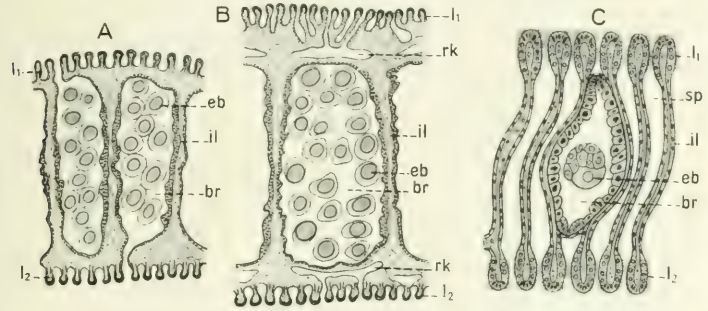


Fig. 576. Horizontalschnitte durch die brutbesetzten Kiemen verschiedener Süßwassermuscheln: A von Quadrula ebena, B von Anodonta cataracta, C von Cyclas cornea. (A, B nach Lefevre and Curtis[116], C etwas modifiziert nach Ziegler[117].) br Brutraum (= Intersegmentarspalt), eb Embryonen, il Interlamellärbrücke, $l_{1, 2}$ auf- und absteigende Kiemenlamelle, rk respiratorische Randkanäle, sp Intersegmentarspalt.

stark drüsigen Charakter annehmen. Im Inneren auftretende Scheidewände trennen unvollständig besondere Kammern für die einzelnen Embryonen ab, deren Entwicklung hier bis zur vollen Ausbildung der jungen Muschel vorschreitet. Im übrigen bestehen in den Darstellungen über Bildung und Aufbau der Brutkapseln im einzelnen noch so viel Widersprüche, daß ein völlig klares Urteil darüber sich zur Zeit nicht gewinnen läßt.

Schließlich darf nicht unerwähnt bleiben, daß neben den genannten Familien von Süßwassermuscheln es auch noch zahlreiche Meeresmuscheln gibt, welche ihre Brut in den Kiemen beherbergen[118], so beispielsweise Ostrea-Arten oder Teredo navalis, doch scheinen eingehendere Untersuchungen darüber nicht vorzuliegen.

Den Atmungsorganen zuzuzählen sind zweifellos auch die Bursaltaschen der Schlangensterne. Dieselben nehmen als fünf Paar großer dünnhäutiger,

von Flimmerepithel ausgekleideter Säcke einen nicht unbeträchtlichen Teil der Körperscheibe im Umkreise des Magens ein und münden durch eine entsprechende Zahl schlitzförmiger Bursalspalten an der Basis der Arme nach außen. Ein ständig im Inneren zirkulierender Strom sich stetig erneuernden Seewassers deutet unmittelbar auf die Atemfunktion hin. In eben diese Bursaltaschen münden von innen her nun auch die Gonaden der Schlangensterne, so daß die Geschlechtsprodukte zunächst in die Bursaltaschen und von da erst durch die Bursalspalten nach außen gelangen (vergl. Fig. 43, S. 49). Bei einer Reihe von Formen nun es handelt sich um Angehörige der Gattungen Amphiura, Ophioglypha, Ophiacantha, Ophiomyxa — bleiben die Eizellen in den Bursaltaschen zurück und machen hier ihre Entwicklung durch[119]. Man findet dann die jungen

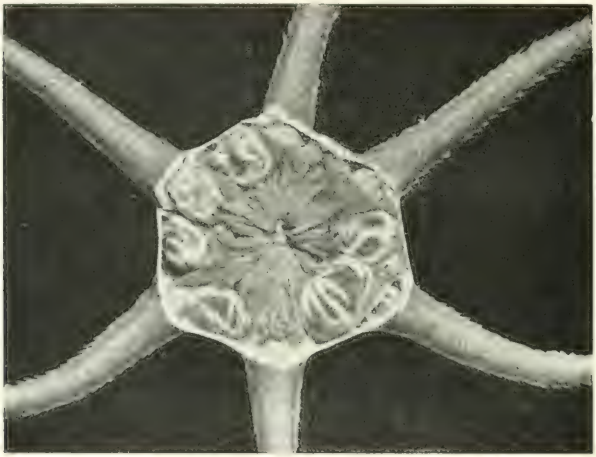


Fig. 577. Weibliche Ophioglypha hexactis mit Embryonen in den Bursaltaschen. (Nach Chun[120].)

Schlangensterne einzeln oder zu mehreren, häufig schon zu sehr beträchtlichen Dimensionen herangewachsen im Inneren der Taschen gelegen (Fig. 577), aus denen sie zweifellos durch Eigenbewegungen als vollkommen fertig ausgebildete Tiere schließlich hervorgehen. Diese Brutpflege scheint sogar das Äußere der Schlangensterne beeinflussen zu können, insofern die weiblichen Tiere von Ophioglypha hexactis sich durch eine gewölbtere Scheibenform vor den männlichen auszeichnen sollen[121]. Im übrigen sind es selbstverständlich nur die weiblichen Schlangensterne, welche diese Form der Brutpflege ausüben, wofern es sich nicht, wie bei Amphiura squamata, um zwittrige Formen handelt.

Vielleicht darf noch ein letztes Beispiel in diesem Zusammenhange, der von Atmungsorganen handelt, seinen Platz finden, wenn es auch förmlich ein doppelter Funktionswechsel ist, der hier schließlich zu Vergleichbarem führte. Es handelt

sich um die höchst eigenartige Brutpflege einer Reihe von Spirorbis-Arten, also festsitzender röhrenbewohnender Polychaeten[122]. Da trägt der Kopfabschnitt vier aus Tentakeln hervorgegangene gefiederte und bewimperte Kiemenstrahlen (Fig. 578). Von diesen ist der zweite Strahl der rechten Seite zu einem gestielten Deckelpfropf, zu einem Operculum, umgewandelt, dazu dienend, die Mündung des Kalkgehäuses über dem zurückgezogenen Bewohner zu verschließen, und eben dieses Operculum kann nun zugleich zum Brutbehälter werden. Durch einen recht komplizierten Entwicklungsgang. Das Operculum besteht ganz entsprechend seiner Funktion aus einem von Längsmuskelzügen durchzogenen Stiel sowie einem keulenartig aufgetriebenen Knopf, der auf seiner abgestutzten Endfläche eine starke Kalkplatte trägt (Fig. 579 A). Die Herstellung des Brutraumes wird dadurch eingeleitet, daß sich die Epidermis der Endfläche von ihrer Außencuticula und dem Kalkdeckel abhebt, zugleich sich nach innen hin zurückzieht, was ihr ermöglicht wird durch die Gegenwart eines ampullenartigen Hohlraumes, der zunächst den Innenraum des Endknopfes zum größeren Teil erfüllt, jetzt aber ganz auf den Stiel zurückgedrängt wird (Fig. 579 B, C). So entsteht ein weiter Raum zwischen Epidermis und Kalkdeckel, umschlossen von diesen wie von der ursprünglichen Cuticula; in ihn gelangen jetzt die zunächst in die Wohnröhre des Wurmes abgelegten Eier hinein (Fig. 579 C), auf einem Wege, der freilich bis jetzt nicht völlig aufgeklärt ist, am wahrscheinlichsten noch durch Risse, welche in der abschließenden Cuticula entstehen. Auf alle Fälle spielt sich nun die ganze Embryonalentwicklung innerhalb des Operculums ab, bis schließlich die jungen Larven durch einen erneuten Riß im Bereich der Cuticula das Freie gewinnen (Fig. 579 D). Inzwischen ist an dem Operculum selbst ein neuer Kalkdeckel gebildet worden,

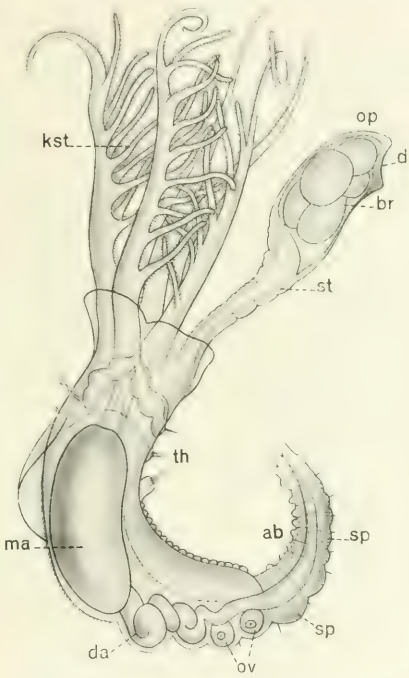


Fig. 578. Bruttragendes Individuum von Spirorbis laevis, seinem Gehäuse entnommen. (Nach Claparède[122].) ab Abdominalregion, br Brutraum mit Eiern, d Kalkdeckel des Operculums, da Darm, kst Kiemenstrahlen, ma Magen, op Operculum, ov Ovarium, sp Spermarium, st Stiel des Operculums, th Thorakalregion.

die Ampulle stülpt sich wieder aus, der alte Deckel wird abgeworfen und das Ganze funktioniert von neuem als reiner Verschlußapparat, bis eine folgende Brutperiode den gleichen Funktionswechsel wiederum einleitet und durchführt.

In der Herausbildung dieses Modus der Brutpflege lassen die Spirorbis-Arten eine interessante Stufenfolge feststellen. Zunächst zeigen ihn keineswegs alle Arten. Bei Formen wie Spirorbis borealis, wo die Eier ihren Schutz unmittelbar am Körper des Muttertieres finden, bewahrt das Operculum unverändert seine ursprüngliche Funktion. Hat sich aber dann der neue Funktionswechsel vollzogen, wahrscheinlich im Anschluß an die mit dem wachsenden Durchmesser der Wohnröhrenmündung sich notwendig erweisende Erneuerung des Kalkdeckels, so veranlaßt dieser Wechsel in seinem Gefolge eine fortschreitende Abänderung der ursprünglichen Struktur des Operculums. So besitzt sein Kalkdeckel ursprünglich einen nach innen vorspringenden Zapfen (Fig. 579), der die feste Verbindung mit der Unterlage sehr bedeutend erhöht, aber natürlich der Ausweitung des Brutraumes hinderlich sein muß. Es wird der Zapfen daher bei Spirorbis corrugatus und pagenstecheri bei eintretender Deckelregeneration nicht wieder angelegt (Fig. 579 D). Bei Sp. bernardi weist der Zapfen von vorn herein kleinere Dimensionen auf, bei Sp. granulatus und anderen fehlt er schon dem ersten Operculum. Andererseits macht sich die Tendenz einer Verstärkung der Wände des Brutraumes immer deutlicher in der gleichen Folge bemerkbar: bei Sp. corrugatus erhalten für die zweite Brutperiode auch die Cuticularwände des Brutraumes Kalkeinlage-

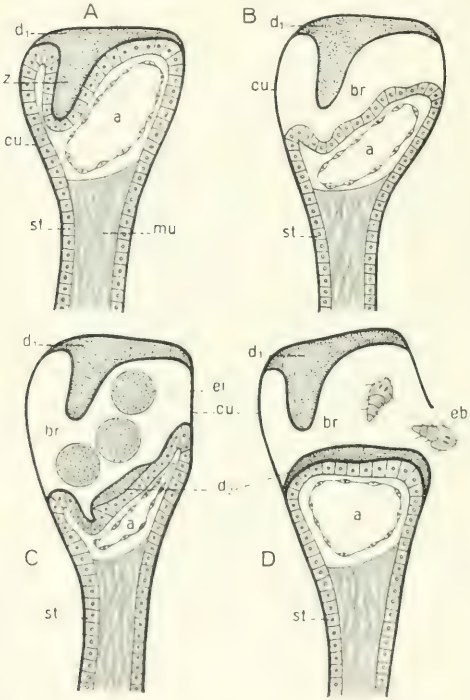


Fig. 579. Schematische Darstellung der Ausbildung des Brutraumes im Operculum von Spirorbis corrugatus. (Nach Elsler[122].) a Ampulle, br Brutraum, cu Cutikula, $d_{1,2}$ Kalkdeckel, eb ausschwärmende Larven, ei Eizellen, mu Stielmuskel, st Stiel, z Zapfen des Kalkdeckels.

rungen und bei den übrigen ist die Verkalkung der Seitenwände eine ganz allgemeine und außerordentlich starke.

IX. Stufe. Die vollkommensten Brutorgane werden geliefert von Teilen des Genitalsystems. Hier unterbleibt von vornherein eine Eiablage, die bisher stets der Aufnahme in das Brutorgan vorausging, es werden die jungen Keime in den Räumen des Organkomplexes, dem sie entstammen, zurückgehalten und verlassen diese Räume und damit den mütterlichen Körper erst dann, wenn ihre Embryonalentwicklung bereits mehr oder weniger vollständig abgeschlossen ist. Im Gefolge dieser Erscheinungen gelangen zur Ausprägung derart starke, den gesamten Lebenskreis des mütterlichen Organismus ergreifende und erschütternde fötale Einwirkungen, daß wir sie im Zusammenhange eines besonderen, des nächstfolgenden Kapitels erörtern wollen.

Noch eine letzte Betrachtung muß schließlich am Ende dieses Kapitels ihren Platz finden. Alle die zahlreichen, im Dienste der Brutpflege stehenden Einrichtungen traten auf am Körper einfacher Gametocytenträger. Verbinden sich solche zu Gametocytenträgern 2. Ordnung, so können ähnliche Differenzierungen auch an dieser übergeordneten morphologischen Einheit sich herausbilden, ergreifen und beanspruchen aber nun jeweils nicht Organe oder Organteile, sondern ganze Personen. Das mögen einige Beispiele erläutern. Zunächst von Hydropolypen. Ich verweise einmal auf das bei einer früheren Gelegenheit (S. 38f.) über deren Bruteinrichtungen Gesagte, das in den Zusammenhang unserer jetzigen Betrachtung gehören würde, ich füge ein weiteres Beispiel anderer Art hinzu. Der Hydropolyp Myriothela phrygia[123] besteht aus einem einzigen großen, dem Wurzelstock vermittels eines aufgetriebenen fleischigen Stielabschnittes aufsitzenden Hydranthen (Fig. 580). Der Stielabschnitt ist zugleich der Träger zahlreicher Geschlechtspolypen oder Blastostyle, die sich von dem Hauptpolypen durch ihre geringere Größe, geringere Tentakelzahl und fehlende Mundöffnung unterscheiden. Sie bringen seitlich an ihrem Körper die eigentlichen Geschlechtspersonen beiderlei Geschlechts, die Gonophoren, hervor und von diesen erzeugen die weiblichen Formen jeweils nur ein einziges großes Ei. Zwischen diesen fertilen Blastostylen stehen nun noch solche ganz anderer Art, solche von langer dünner Schlauchform, die an ihrem erweiterten Ende mit einer Haftscheibe versehen sind, sie stellen sich als sog. Haftblastostyle ausschließlich in den Dienst der Brutpflege. Sowie in einer Gonophore ein Ei reif geworden ist und sich aus deren Höhlung vorpreßt, so neigt sich ein solcher Haftblastostyl nach dem Ei hin, erfaßt es mit seiner Haftscheibe, richtet sich wieder auf und hält es nun so lange fest, bis im Inneren der Eihülle die junge Larve zur vollen Ausbildung gelangt ist und als sog. Actinula nach außen durchbricht. Diese Haftblastostyle erfüllen also hier bis ins einzelne hinein genau die gleiche physiologische Funktion, wie wir sie von den eiertragenden Haftstielen eines Knochenfisches, der Gattung Aspredo (vergl. S. 552), kennen lernten;

morphologisch sind beide Gebilde etwas Grundverschiedenes, bei Aspredo Differenzierungen am Körper eines Gametocytenträgers, hier bei Myriothela vollständige Gametocytenträger.

Zu wahrhaften Brutbehältern umgestaltet werden Einzelpersonen an den Stöcken ektoprokter Bryozoen[124]. Im allgemeinen ist bei diesen Moostierchen

Fig. 580. Myriothela phrygia, im Zustand geschlechtlicher Fortpflanzung. (Nach Allman aus Kühn[123].) act ausschlüpfende Actinulalarven, bl Bastostyl, ei vom Gonophor sich lösende Eizellen, g Gonophor, hf Haftblastostyle, m Mund des Hydranthen, w Wurzelstock.

Brutpflege eine gar nicht allzuseltene Erscheinung. Sie fängt an mit so einfachen Vorgängen, wie wir sie von Alcyonidium duplex bereits kennen lernten (S. 533), wird komplizierter dadurch, daß eine Ausstülpung der Tentakelscheide als Brutbehälter auftritt (bei Lepraria), oder daß diese Scheide gar völlig in der Bildung eines solchen aufgeht (bei Bowerbankia, Pherusa und anderen), und

erreicht dann schließlich eine Endstufe, auf der das zeugende Individuum nur noch die Geschlechtszellen produziert, die Brutpflege aber an besondere, dazu in charakteristischer Weise umgebildete Individuen abgibt. Am schönsten zeigen diese Erscheinungen die marinen Chilostomiden, als Vertreter derselben etwa Bugula sabatieri. Die ganze Kolonie bildet einen verzweigten Stock, dessen Äste jeweils aus mehreren nebeneinander gestellten Zooecien-Reihen sich zusammensetzen (Fig. 581). Die von einer verkalkten Cuticularmembran umschlossenen Zooecien selbst sind lang röhrenförmig gestreckt, tragen am oberen Ende die von zwei seitlichen Stacheln umstellte Mündung und sind an eben dieser Stelle gekrönt von einer kugeligen Blase, einer sog. Ovicelle, dem uns hier interessierenden Brutorgan. Die genaueren morphologischen Verhältnisse wird uns am besten ein Längsschnitt durch eine solche Zooecien-Reihe klar machen können (Fig. 582).

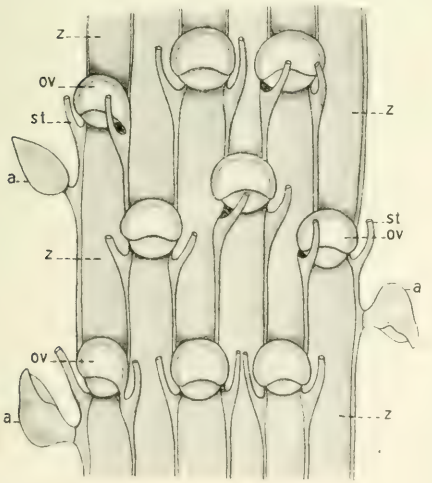


Fig. 581. Zweigstück einer Kolonie von Bugula sabatieri, von der Fläche gesehen. (Nach CALVET[124].) a Avicularien, ov Ovicellen, st Mündungsstacheln, z Zooecien.

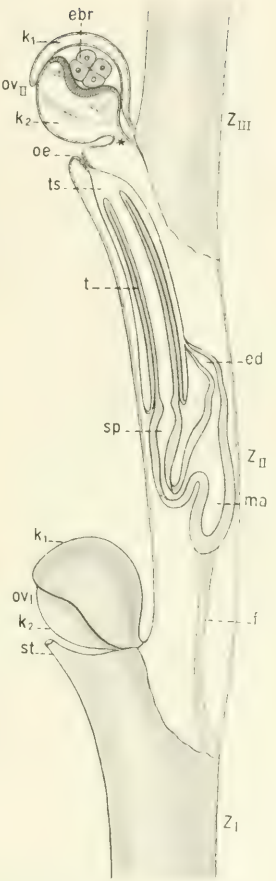


Fig. 582. Zooecien-Reihe eines Zweigstückes von Bugula sabatieri in Seitenansicht, das mittlere Zooecium (Z_{II}) und die obere Ovicelle (ov_{II}) zugleich im sagittalen Längsschnitt. (Nach CALVET[124].) ebr Embryo, ed Enddarm, f Funiculus, k_1 oberer, k_2 unterer Kugelabschnitt der Ovicelle, ma Magen, oe Mündung des Zooeciums, $ov_{I, II}$ Ovicellen, sp Speiseröhre, st Mündungsstachel, t Tentakel, ts Tentakelscheide, z_{I-III} Zooecien.

Im Inneren des längsdurchschnittenen Zooeciums übersehen wir zunächst den gesamten Weichkörper des Polypids mit Tentakelscheide und Tentakeln, mit Darmkanal und Funiculus. Die Ovicelle besteht aus zwei Kugelabschnitten, von denen der obere helmartig den unteren überdeckt. Ersterer Abschnitt stellt eine tief eingedrückte zweischichtige Blase dar, letzterer ist fast kugelig, wird im Inneren von Muskelfasern durchzogen und steht durch eben diesen Innenraum in direkter Kommunikation mit der Leibeshöhle des zugehörigen Zooeciums (bei *). Zwischen beiden Kugelabschnitten liegt ein Spaltraum, der eigentliche Brutbehälter, in ihm findet man den Keim, der bei zunehmendem Wachstum sich tief in die unterliegende drüsige Wand der unteren Hohlkugel einsenkt. Das Ei gelangt an diesen Ort wahrscheinlich auf dem Wege, daß es aus der Leibeshöhle des Polypids zunächst in den Binnenraum der unteren Kugel eintritt und dann dessen Wandung durchbricht; es verläßt den Brutbehälter die fertig ausgebildete Larve durch eine Öffnung, welche zwischen den Rändern der beiden Kugelabschnitte entsteht. Morphologisch entspricht der gesamte Brutbehälter zwei Polypiden, insofern jeder Kugelabschnitt aus einer besonderen Knospenanlage hervorgeht. Beide zeigen sogar in der Gesamtheit des von ihnen gebildeten einheitlichen Brutorgans eine gewisse Arbeitsteilung, insofern der untere Abschnitt wohl als der eigentliche Träger des Keimes gelten darf, der obere dagegen im besonderen als Schutzapparat wirkt, als solcher auch durch eine mehr oder weniger starke Verkalkung ausgezeichnet ist. Wir sehen, in wie vollkommener Weise hier im Bereiche der höheren Individualitätsstufe ganze Gametocytenträger in Gebilden aufgehen können, die sonst aus einfachen Organ- oder Körperteilen zu entstehen pflegen. Es wird uns zugleich nochmals recht eindringlich vor Augen geführt, in wie hohem Maße der Gametocytenträger 2. Ordnung zu einer einheitlichen Geschlechtsperson geworden ist, wenn Einzelindividuen Bedürfnissen sexueller Leistungen genügen, die gar nicht in ihnen selbst, sondern in anderen Individuen ihren Ausgangspunkt haben.

21. Kapitel

Die Verwendung des elterlichen Körpers im Dienste der Brutpflege

II. Die Darbietung des Lebensunterhaltes

Schutzbedürfnis und Nahrungsbedürfnis der Brut. Ernährende Tätigkeit der Eltern durch Zufuhr der Nährstoffe von außen her: das Eintragen von Pollen bei Bienen, die Verpflanzung von Nährpilzen bei Borkenkäfern (Platypodiden), die Kropfnahrung der Tauben, die Milchproduktion der Säugetiere (erste Anfänge von Milchdrüsenorganen bei Monotremen, ihre weitere Differenzierung zu Zitzen bei Beuteltieren und höheren Säugern, Zahl und Anordnung der Zitzen, Hypermastie, die sezernierenden Drüsen, Chemie des Milchsekretes, seine Aufnahme durch die Jungen). Zufuhr von Nährstoffen in Verbindung mit Brutpflegeeinrichtungen niederer Stufe. IX. Stufe: Verweilen der Brut im Bereiche der Geschlechtsorgane: 1. Unterstufe: Aufnahmebehälter an der Ausgangspforte des Genitalapparates, bei Schaben, Branchipodiden, Tunikaten, bei Prosobranchiern des süßen Wassers. 2. Unterstufe: Die Vagina als Brutbehälter, bei exotischen Schaben, bei Fliegen (Musca vomitoria, Tachiniden, Glossina palpalis, Pupiparen, Sarcophaga). 3. Unterstufe: Der Eileiter als Brutbehälter (Uterus), bei Trichinen, bei einer Holothurie (Chiridota), bei Rädertieren (Asplanchna), bei Prosobranchiern (Paludina), einigen Lungenschnecken, bei Skorpionen, Solifugen, bei Milben, bei Onychophoren, bei Wirbeltieren. Umbildung des Eileiters zum Uterus bei Haien, bei einzelnen Amphibien, bei Eidechsen und Schlangen (Oviparität, Ovoviviparität, Viviparität), bei den Säugetieren (Uterusformen). Beeinflussung des Körpers der Säugetiere durch die Gegenwart der Jungen. 4. Unterstufe: Das Ovarium als Brutbehälter, bei Nemertinen, primitiven Schnecken (Chiton), bei Aphiden, bei Hemimerus, bei einzelnen Käfern und Eintagsfliegen, bei Knochenfischen (Zoarces, Cyprinodontiden und anderen). — Ernährungsbedingungen der Brut m Innern der mütterlichen Geschlechtswege. Abortiveier als Nährmaterial bei Salamandern, beim Grottenolm, bei einem Haifisch (Lamna). Embryotrophe als Nährflüssigkeit im Uterus von Haien und Säugetieren, im Ovarium von Zoarces und Cyprinodontiden. Produktion flüssiger Nährstoffe in den Eileitern der Onychophoren, unter Vermittelung besonderer Anhangsdrüsen in der Vagina der Tsetsefliege (Glossina) und der Pupiparen. Entwicklung innerer morphologischer Beziehungen zwischen Eltern- und Embryonalkörper. Ausbildung von Placenten. Dottersackplacenta bei Haifischen und bei Gongylus ocellatus. Allantochorionplacenta von Seps chalcides. Entwicklung der Placenta bei Säugetieren (omphaloide und allantoide Placenta der Beuteltiere, Allantochorionplacenta der höheren Säugetiere). Placentabildung des Hemimerus, der viviparen Onychophoren, der Manteltiere, insbesondere der Salpen, der phylaktolämen ektoprokten Bryozoen. X. Stufe: Aufgehen des gesamten Mutterkörpers in der Pflege und Ernährung der Brut. Aufnahme der Brut in die Leibeshöhle der Mutter bei Ascidien und Bryozoen, bei Holothurien, bei Rädertieren, Turbellarien, Schnur- und Ringelwürmern. Damit verbundene Vernichtung des Elternkörpers bei Gnathia maxillaris, bei Halopsyche gaudichaudi, bei Strepsipteren und bei Heterodera. Direkte Aufzehrung des Elternkörpers durch die junge Brut bei Nematoden (Rhabdonema, Rhabditis, Diplogaster) und bei pädogenetischen Fliegenlarven. Der Sonderfall der Schildläuse.

Schutz vor schädlichen Wirkungen der äußeren Umgebung, das offenbart sich als leicht erkennbares Ziel fast jeglicher Brutpflege. Am schärfsten tritt das dann hervor, wenn in gewissen Lebensbezirken härterer Existenzbedingungen die Fälle von Brutpflege sich häufen, wenn etwa in den kalten Gewässern der polaren Gebiete Aktinien, Ringelwürmer, Echinodermen, Ascidien in erhöhtem Maße deren Erscheinungen entwickelt haben. Bruttragende Aktinien finden sich überhaupt nur in den polaren Meeresgebieten[1], und von achtundvierzig brutpflegenden Echinodermen, wie sie bis 1904 bekannt waren, leben nicht weniger als achtundreißig in den Kaltwasserregionen der Erde[2]. Im besonderen bezweckt die Brutpflege hier wohl in erster Linie unter Abkürzung und möglichster Sicherung des Entwicklungsganges eine Ausschaltung der zarten Schwärmlarven, da für diese die Ungunst der Umgebung (niedere Temperatur, treibende Eismassen, niederer Salzgehalt der Oberfläche) leicht zu einer unheilvollen Massenvernichtung führen könnte[3]. Doch scheinen die genannten Faktoren nicht die durchaus entscheidenden zu sein, da die Fälle von Brutpflege gleichzeitig in der Antarktis ungleich viel häufiger auftreten als in der Arktis. Von den erwähnten achtunddreißig brutpflegenden Echinodermen finden sich nicht weniger als neunundzwanzig in der Antarktis. Auch dafür hat man einen einigermaßen plausiblen Grund gefunden[4]. Die Unterschiede zwischen den beiden polaren Kaltwasserregionen beruhen im wesentlichen auf den Tiefenverhältnissen: das zentrale Tiefenbecken des nördlichen Eismeeres ist rings von Flachseegebieten umgeben, das südliche Eismeer stellt eine gewaltige einheitliche Tiefsee dar, aus der nur vereinzelte Flachseebezirke sich erheben. Letztere sind die hauptsächlichen tierischen Siedelungsorte, von ihnen sich lösende Schwärmlarven würden unfehlbar in den weiten Wasserwüsten zugrunde gehen müssen, ehe sie einen neuen günstigen Wohnort gefunden hätten. Die sonst so typisch als Bestandteile marinen Planktons auftretenden Echinodermenlarven fehlen daher im antarktischen Plankton fast völlig.

Schutz ist aber nun keineswegs das einzige, was der Elternkörper dem Jungen zu bieten vermag. Jegliche Embryonalentwicklung ist eine Folge sich stetig ablösender Neubildungen, verbunden mit Perioden intensiven Wachstums, beides ermöglicht und aufrecht erhalten durch einen überaus lebhaften ständigen Stoffumsatz. Ein solcher erfordert Nährstoffe, sie werden der Eizelle in mannigfachster Form als Dotter vom Mutterorganismus mitgegeben, sie werden dann, wenn sie nicht ausreichen und wenn sie verbraucht sind, dem Embryo durch den elterlichen Körper mittelbar von außen her zugeführt.

Der Zeitpunkt, zu dem die Verbrauchsstoffe der Eizelle aufgezehrt sind, kann ein sehr verschiedener sein, und mit ihm wechselt der zeitliche Beginn der ernährenden Tätigkeit des Elternkörpers. Es kann zunächst diese Tätigkeit erst einsetzen nach völligem Abschluß der Embryonalentwicklung, dabei sind die körperlichen Beziehungen zwischen Eltern und Jungen nur sehr lose, beschränken sich auf ein Füttern der Jungen. Schon das muß aber unser Interesse in dem von uns festgehaltenen Zusammenhange erwecken, und zwar dann, wenn entweder besondere Einrichtungen am elterlichen Körper zur Gewinnung

der dargebotenen Nährstoffe erforderlich geworden sind, oder aber wenn das dargereichte Futter direkt von Organen der Eltern produziert wird.

Ein Beispiel für den ersteren Fall zeigen uns die weiblichen Bienen, welche mit Hilfe besonderer Sammelapparate den Pollen eintragen, den die heranwachsenden Larven zu ihrer Ernährung nötig haben. Diese Sammelapparate gehen im wesentlichen hervor aus Umbildungen der allgemeinen Chitinbehaarung des Körpers. Da kann sich auf der Bauchseite des Abdomens ein dichter Bürstenbesatz schräg nach hinten gerichteter Chitinhaare herausbilden, mit dessen Hilfe der Pollen von der Blüte abgestreift und eingetragen wird, so finden wir es bei den sog. Bauchsammlern, zu denen Osmia, Anthidium, Chalicodoma und andere gehören[5]. Weit allgemeiner noch treten aber solche Pollensammelapparate an den Hinterbeinen auf, bei den sog. Beinsammlern[6]. Es verstärkt sich die Behaarung der Hinterbeine und differenziert sich dann nach verschiedenen Richtungen hin. Vor allem sondern sich Vorrichtungen für das Eintragen und für das Zusammenbürsten des Pollens. Jene konzentrieren sich vorzugsweise um den Schenkel (Femur) oder um die Schiene (Tibia) und danach scheiden sich nochmals Schenkelsammler und Schienensammler. Bei ersteren erscheint in höchster Ausprägung des Typus der Femur mehr oder weniger säbelartig gekrümmt; lange, häufig noch dazu gefiederte oder verästelte Haare umgreifen von seiner Oberseite her die von Haaren freie Unterseite und umschließen so, darin nicht selten unterstützt von einer mächtigen, vom Trochanter herabhängenden Haarlocke, einen körbchenartigen Raum, der zur Aufnahme großer Pollenballen befähigt ist (Fig. 583A). In der Reihe der Schienensammler tritt dagegen die Behaarung des Femurs ganz zurück, dafür bildet sich ein besonderes Sammelkörbchen im Bereiche der Tibia aus, wie es am vollendetsten die Hummeln und Honigbienen zeigen. Unter starker distaler Verbreiterung der Tibia entsteht eine schalenförmig ausgehöhlte Außenfläche und diese vollkommen haarlose glatte Fläche wird wiederum umstellt von einem Kranz langer Haare, die aber hier einen mehr borstenartigen Charakter tragen und gewissermaßen die Seitenränder des Körbchens darstellen (Fig. 583B). Das Haften des Pollens an der glatten Tragfläche wird dadurch verstärkt, daß er durch Speichel und Honig befeuchtet und zu einem Klumpen zusammengeballt wird, während bei den Schenkelsammlern die Pollenkörner zumeist schon in trockenem Zustand zwischen dem langen wirren Haarbesatz leicht haften bleiben. Der Bürstenapparat entwickelt sich mehr an der Hinter- und Innenseite. Er kann zunächst in Form eines stärkeren Haarbesatzes ziemlich weitläufig über das Hinterbein verteilt sein, zeigt aber dann gleichfalls das Bestreben einer Konzentration auf ein einzelnes Glied. Und dieses Glied ist vorzugsweise das erste Tarsalglied, der Metatarsus, der sich alsdann bedeutend verlängert und verbreitert, dazu einen besonders ausgeprägten Borstenbesatz trägt. Das wird erkennbar schon an dem figürlich wiedergegebenen Beispiel einer Andrena-Art (Fig. 583A), wo die gleichmäßig starke borstenartige Behaarung des ersten Tarsalgliedes den Bürstenapparat deutlich hervortreten läßt, das erreicht seine höchste Spezialisierung bei den vollendetsten Schienensammlern, also etwa bei unserer Honigbiene. Träger

der Bürste ist ausschließlich der Metatarsus, er übertrifft an Breite alle anderen Beinglieder, seine Außenfläche ist nur schwach behaart, seine Innenfläche (Fig. 583C) dagegen mit regelmäßigen Querreihen straffer Borstenhaare besetzt,

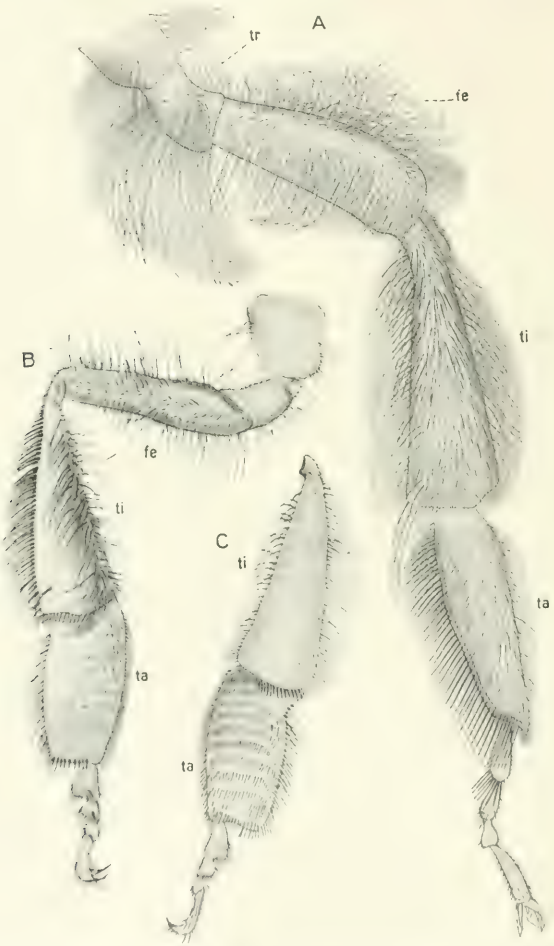


Fig. 583. Pollensammelapparate beinsammelnder Bienen: A von einem Schenkelsammler (Andrena fuscipes) von der Hinterseite; B von einem Schienensammler (Apis mellifica) von der Außenseite und von der Innenseite (C). (Nach Brauer.) fe Femur, ta erstes Tarsalglied (Metatarsus), ti Tibia, tr Trochanter.

die nun wahrhaft eine Bürste darstellen. Es ist der Bürstenapparat von nicht geringerer Wichtigkeit für die Gewinnung des Pollens wie der eigentliche Sammelapparat, zuweilen hat an seiner Ausgestaltung sogar auch das Mittelbein teil und zeigt dann eine entsprechende bürstenartige Behaarung, so bei Panurgus, Bombus, Apis. Alle diese Differenzierungen präsentieren sich in einer Stufenfolge von unendlicher Mannigfaltigkeit im einzelnen, von Anfängen eben erst erkennbarer Sonderprägung bis zu Endtypen höchster Spezialisierung, sie alle sind stets Eigentümlichkeiten allein des weiblichen Geschlechts, bezüglich bei der Honigbiene von dessen einseitig angepaßten Abkömmlingen, den Arbeitsbienen.

In einem sehr merkwürdigen Falle dehnen sich bei Insekten die Pflichten des weiblichen Geschlechtes über die Versorgung der Jungen hinaus auf die Ernährung aller Artgenossen aus und treten die hieraus sich ergebenden Anpassungen in den Dienst der Arterhaltung. Das geschieht bei einer Familie der Borkenkäfer, bei den Platypodiden[7]. Es nähren sich diese Käfer von Pilzen,

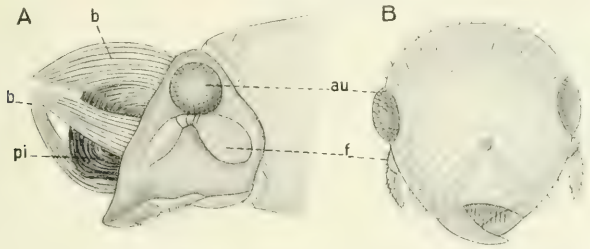


Fig. 584. Köpfe der beiden Geschlechter von Mitosoma chapuisi: A des Weibchens in Seitenansicht, B des Männchens in Stirnansicht. (Nach Strohmeyer[7].) au Augen, b Borstenbündel, f Fühler, pi Pilzklumpen.

die in ihren unter der Rinde angelegten Miniergängen gedeihen, wobei dann jede Art ihren besonderen Nährpilz besitzt. Da nun natürlich nicht an dem Ort jeder neuen Siedelungsanlage auch die betreffende Pilzform sich finden wird, so ist es nötig, daß die Käfer selbst für die Verpflanzung des Pilzes von einer Kolonie zur anderen Sorge tragen. Nun, das geschieht bei solchen Pilzen, deren Sporen in klebrige Schleimkugeln eingehüllt sind, durch ausfliegende Jungkäfer, die eben an ihrem Körper die sporenhaltigen Klebmassen mit sich schleppen und so die Aussaat am neuen Ort ausführen. Das geschieht aber dann, wenn die Pilze ausstäubende Sporen entwickeln, durch besondere Vorrichtungen, welche die weiblichen Käfer — und diese allein — auf ihrer Stirn tragen. Da ragen beispielsweise bei den Mitosoma-Weibchen aus der Stirnfläche vier mächtige Borstenbündel vor, welche sich mit ihren gekrümmten Spitzen einander zuneigen, sich zusammenschließen zu einem Haltcapparat für einen Klumpen des Nährpilzes dieser Mitosomen, für einen Klumpen Ambrosia-Pilzfäden (Fig. 584 A). Jedes Weibchen wird so an dem Ort, an dem es sich niederläßt, den Ambrosia-Pilz

zur Anpflanzung bringen können. Stets finden sich diese Transporteinrichtungen nur bei den Weibchen, nehmen bei tropischen Arten noch ausgeprägtere Formen an, können hier zuweilen sogar durch das Hinzutreten mächtiger Mandibelfortsätze in ihrer wirksamen Betätigung recht sehr unterstützt werden. Den Männchen fehlen sie stets durchaus (Fig. 584 B). Die Weibchen aber sorgen nun mit ihren spezifischen sexuellen Differenzierungen nicht nur für die Ernährung der Brut, sondern zugleich für die Erhaltung aller Artgenossen.

Die Bienen waren uns ein Beispiel dafür, daß die Nahrungsstoffe der Jungen aus der Umwelt gewonnen, gesammelt und ins Nest getragen wurden, in anderen Fällen liefert der Elternorganismus selbst die Nährstoffe. Vereinzelt begegnen wir dem bei Vögeln, wo ein charakteristisches Beispiel die Tauben abgeben. Deren Kropf erfährt in beiden Geschlechtern im Anschluß an das Brutgeschäft eigenartige Veränderungen[8]. Wie überall bei den Vögeln bildet der Kropf eine ventrale Anschwellung der Speiseröhre, er ist im besonderen hier noch in zwei umfangreiche gerundete Seitentaschen ausgezogen (Fig. 585), Zentren einer lebhaften sekretorischen Tätigkeit. Während der mittlere Abschnitt des Kropfes durchaus keinerlei Abweichungen von seinem normalen Bau und seiner normalen Funktion aufweist, erscheinen die Wandungen der Seitentaschen durch ein mächtig entwickeltes Gefäßnetz lebhaft gerötet, durch eine außerordentliche Vermehrung ihrer Bindegewebs- und Epithelzellen stark verdickt. Letztere selbst verfallen einer fettigen Degeneration, werden an der Peripherie abgestoßen und erfüllen schließlich das Innere der Seitentaschen mit einer gelblichweißen, käsigen, etwa nach ranziger Butter riechenden Masse, die das erste Futter der eben ausgeschlüpften Taubenjungen darstellt, ihnen unter Erbrechen in den Schnabel eingeflößt wird. Erst am dritten oder vierten Tage nach dem Ausschlüpfen werden Getreidekörner oder ähnliche Nahrungsstoffe beigemischt, solche werden dann immer reichlicher dargeboten und ersetzen schließlich völlig das Kropfsekret, dessen Produktion sich mehr und mehr verringert. Damit gewinnt dann auch der Kropf sein normales Aussehen zurück. Die geschilderten Vorgänge treten stets erst einige Zeit vor dem Auskriechen der Jungen auf und sind etwa drei Wochen später wieder geschwunden, sie verlaufen in beiden Geschlechtern im wesentlichen gleich, erscheinen aber im allgemeinen im weiblichen Geschlecht ausgeprägter. Es bieten übrigens auch noch einige Singvögel, wie die Zeisige, Kanarienvögel und Gimpel einen solchen aus dem Kropf erbrochenen Speisebrei von dickflüssiger zäher Konsistenz ihren Jungen als erste Nahrung dar[9], näheres über eine besondere damit in Verbindung stehende Struktur des Kropfes scheint aber nicht bekannt zu sein.

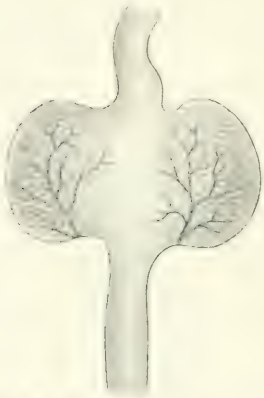


Fig. 585. Kropf der Haustaube. (Aus Gadow nach Neubauer.)

Unvergleichlich viel bedeutsamer ist dann aber die Anteilnahme des Elternkörpers an der Bereitung und Darbietung von Nährstoffen bei den Säugetieren, die mit dem Sekret ihrer Milchdrüsen ihre Jungen säugen. Morphologie und Physiologie der Milchdrüsen der Säugetiere enthalten so wichtige biologische Probleme, daß sie uns ein wenig ausführlicher beschäftigen müssen. Ihre ersten Anfänge hat man[10] in einer recht plausiblen Vorstellungsreihe zurückgeführt auf paarige, am Bauche gelegene Brütorgane, mit deren Hilfe die eierlegenden Vorfahren der Säugetiere ihre Eier bebrüteten, vergleichbar etwa dem analogen Gebahren der Vögel (vergl. S. 529). Die reichere Versorgung mit Blutgefäßen ließ die an diesen Stellen gelegenen spezifischen Hautdrüsen der Säugetiere sich stärker entwickeln, förderte deren sekretorische Tätigkeit, bewirkte die Absonderung eines besonderen Stoffes, der nun den ausschlüpfenden Jungen zur ersten Nahrung dienen konnte. Was wir bei Monotremen, also bei Schnabeltier und Ameisenigel finden, steht im wesentlichen noch auf dieser Stufe[11]. Zu beiden Seiten der Mittellinie treten auf der Bauchfläche deutlich umschriebene, durch ihre Färbung sich von der Umgebung abhebende, aber durchaus von Haaren überdeckte Hautstellen auf, sie enthalten die feinen Mündungen zahlreicher kolbenförmiger Drüsenschläuche, die im Inneren des Körpers durch Bindegewebe jederseits zu einem kompakten Drüsenkörper von ovoider, seitlich komprimierter Gestalt zusammengeschlossen werden (Fig. 586). Bei Ornithorhynchus liegen die Drüsenfelder völlig frei, bei Echidna sind sie in das hier auftretende Marsupium verlagert. Und in letzterem Falle leckt das frei im Beutel liegende Junge wahr-

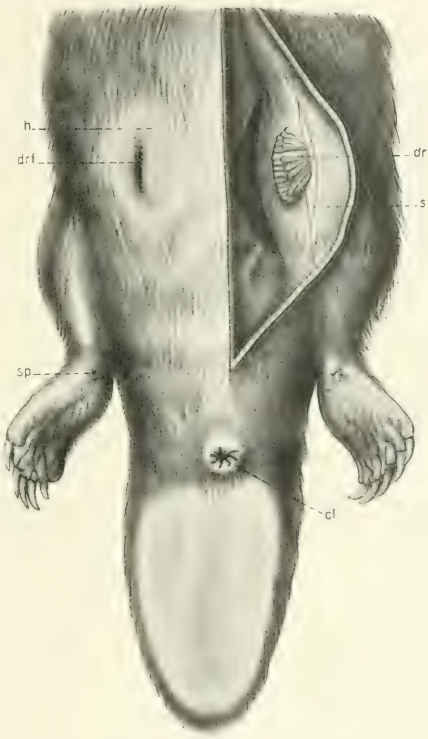


Fig. 586. Hintere Körperhälfte eines weiblichen Ornithorhynchus paradoxus von der Bauchseite und linkerseits geöffnet. (Nach Klaatsch[11].) cl Kloakenöffnung, dr Milchdrüsenkörper, drf äußeres Milchdrüsenfeld, h von Haaren befreites Hautfeld, s Muskelschlitz, sp rudimentäre Sporenanlage.

scheinlich das sezernierte Sekret sofort auf, sein Darm erscheint jedenfalls jederzeit mit einer weißen milchähnlichen Flüssigkeit prall gefüllt; wogegen bei Ornithorhynchus sich das Weibchen in seinem Erdnest auf den Rücken legen soll, seine Jungen dann mit ihren Schnäbeln die Milch aus den Drüsenmündungen auspressen und aus einer medianen Hautrinne, welche das Weibchen mit Hilfe seiner Bauchmuskulatur zum Auffangen des abfließenden Milchsekretes bildet, aufschlucken sollen. Im übrigen findet sich bei beiden Formen noch ein besonderer Muskelapparat, der als eine Differenzierung der Hautmuskulatur die Drüsenkörper umschließt, dieselben durch einen Schlitz nach außen austreten läßt (Fig. 586) und als Compressor mammae nicht unwesentlichen Anteil an dem Auspressen des Milchsekretes haben mag.

Die Milchdrüsenfelder der Monotremen bilden die einfachen morphologischen Grundlagen, aus

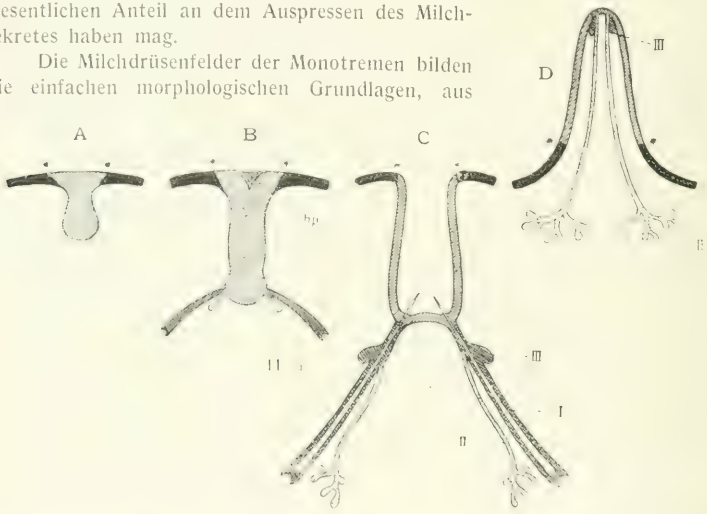


Fig. 587. Schematische Darstellung der Zitzenbildung bei den Beuteltieren nach dem Eversionstypus. (Nach Bresslau III[10].) Mammaranlage schraffiert, Cutiswall schwarz, hp Hornpfropf, I, II, III Primär-, Sekundär- und Tertiärsprossen.

denen sich der Milchdrüsenapparat, der Mammarapparat, der übrigen Säugetiere ableiten läßt. Am klarsten kann das an der Hand der entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen erläutert werden[12]. Die Primäranlagen treten bei Echidna als paarige leistenartige Epidermisverdickungen zu beiden Seiten des Rumpfes auf, die gleiche Form der Anlage findet sich bei Beuteltieren und den höheren Säugetieren. Aber während in der Folge bei den Monotremen der gesamte Umfang der Primäranlage sich gleichmäßig zum Drüsenfeld mit seinen Haaren und Drüsen umbildet, differenzieren sich bei den übrigen Säugetieren bestimmte punktartige Bezirke als Bildner des eigentlichen Drüsenapparates. Sie erscheinen zunächst als einfache Epidermisanschwellungen, sinken dann als

kolbenförmige Verdickungen in die Tiefe und erfahren nun eine sehr verschiedenartige weitere Ausgestaltung. Zwei Haupttypen dieser letzteren lassen sich unterscheiden, am klarsten an Beuteltieren demonstrierbar. Im einen Typus (Fig. 587) wächst die epidermoidale Verdickung (A) mächtig aus zu einem langen Zapfen (B), dessen zentrale Partien alsbald verhornen und als Hornpfropf ausgestoßen werden. Es bleibt eine tiefe Grube (C) zurück, die Zitzentasche oder Mammartasche, und stülpt sich diese dann endlich aus (D), so entsteht die definitive Zitze, deren Gipfel also dem Boden der Zitzentasche entspricht. In geringem Umfang wird bei der Umstülpung die umgebende Hautregion mit emporgezogen, sie bildet die festere Basis der Zitze als Cutiswall. Diesen Typus der Zitzenbildung kann man als Eversionstypus bezeichnen, er findet sich bei der großen Mehrzahl der Beuteltiere. Gegenüber steht ihm ein zweiter, der Proliferationstypus (Fig. 588). Bei ihm unterbleibt das Auswachsen des primären Epidermiszapfens, er wird im Gegenteil beträchtlich zurückgebildet (B) und es ist im wesentlichen die Erhebung des Cutiswalles, also des angrenzenden Hautbezirkes, die hier die kegelförmige Zitze (C) zur Ausbildung bringt. Nur der epitheliale Überzug der Zitzenspitze

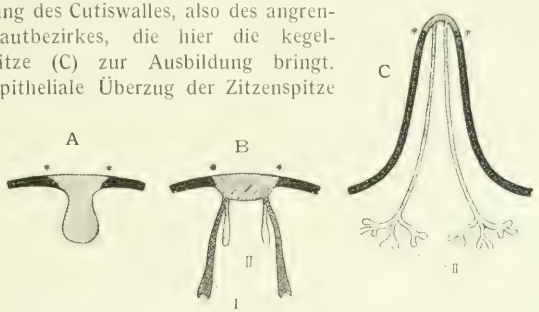


Fig. 588. Schematische Darstellung der Zitzenbildung bei den Beuteltieren nach dem Proliferationstypus. (Nach Bresslau III[10].) Erläuterungen wie in Fig. 587.

entspricht noch der ursprünglichen Mammaranlage; eine Zitzentasche fehlt vollständig, sie ist ausgeschaltet, was wohl unbedenklich als ein sekundärer Zustand angesehen werden darf. Dieser Proliferationstypus findet sich unter den Beuteltieren nur bei Didelphys. Völlig gleichartig verläuft in beiden Typen die Ausbildung der eigentlichen Milchdrüsen (Fig. 587, 588). Vom Grunde der kolbenförmigen Epidermisverdickung wachsen Epithelsprossen in die Tiefe, treiben aus sich Sekundär- und Tertiärsprossen hervor. Die primären Sprossen werden zu mächtigen Mammarhaaren, die tertiären wandeln sich zu Talgdrüsen um und die sekundären liefern allein die eigentlichen Milchdrüsen als lange, in ihrem unteren Abschnitt sich verzweigende Schläuche. Mammarhaare und Talgdrüsen gehen frühzeitig zugrunde, sind an der fertig ausgebildeten Beuteltierzitze niemals mehr anzutreffen, im fortschrittlichen Gegensatz zu den Monotremen, wo die zugehörigen Mammarhaare stets noch erhalten sind.

Bei den höheren Säugetieren, den Monodelphiern, verläuft die Zitzenbildung grundsätzlich nach den gleichen Prinzipien. Auch hier sind es neben der

primären Mammaranlage vor allem Mammartasche und Cutiswall, welche die Zitze aufbauen. Aber der Anteil dieser verschiedenen Bestandteile an dem end-

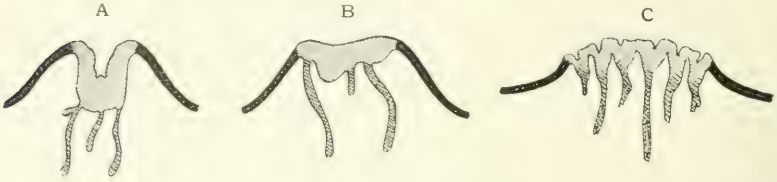


Fig. 589. Schematische Darstellung der Zitzenbildung des menschlichen Weibes. (Nach Bresslau III[10].)

gültigen Aufbau der Zitze ist ein überaus wechselnder, so daß man nicht weniger als fünf gesonderte Haupttypen ihrer Entwicklung aufstellen konnte. Vom einfachen Eversionstypus (bei den Carnivoren) finden sich die verschiedensten, in ihren äußeren Erscheinungsformen überaus wechselvollen Übergänge bis zum extremsten Proliferationstypus (bei den Wiederkäuern). Dementsprechend ist auch der morphologische Aufbau der Zitze ein recht verschiedener, wie die Erläuterung einiger Sonderfälle dartun möge.

Fig. 590. Brustbildung einer achtzehn- bis zwanzigjährigen Jap-Insulanerin mit stark abgesetzter Areola. (Nach v. Miklucho-Maclay[13].) ar Areola, br sich vorwölbende Brustdrüse, w Brustwarze.

Die Zitzenbildung des menschlichen Weibes vollzieht sich in der Weise, daß aus der Primärknospe zunächst eine unvollkommene Zitzentasche entsteht unter gleichzeitiger beträchtlicher Erhebung des Cutiswalles (Fig. 589A), daß sich aber dann die vom Cutiswall getragene Zitzentasche wieder flach ausbreitet (Fig. 589B) und schließlich auf ihrer breiten Oberfläche in zahlreiche Felder zerfällt, welche die Ausführgänge der inzwischen entstandenen Milchdrüsensprossen aufnehmen (Fig. 589C). Der Bezirk der Zitzentasche entspricht der eigentlichen Brustwarze, auf der stets die Milchgänge ausmünden, der Cutiswall liefert den Warzenhof oder die Areola, ein kreisrundes, meist dunkelpigmentiertes und mit warzenförmigen Erhebungen versehenes Feld im äußeren Umkreis der Brustwarze. Für das Äußere der gesamten Bildung tritt dann beim menschlichen Weibe als wesentlicher Faktor noch hinzu die beträchtliche, mit Fettanhäufungen verbundene Anschwellung der eigentlichen Milchdrüse, welche die halbkugelige oder kegelförmige Vorwölbung der Brust oder Mamma bedingt. Häufig ist die eigentliche Zitze aufs schärfste durch eine Einschnürung von dieser sekundären Erhebung

abgesetzt, wie es beispielsweise bei jungen Mädchen von der Insel Jap der Fall ist (Fig. 590) oder wie es die beigefügte Figur (Fig. 591) auch noch an einer jugendlichen Bewohnerin Neu-Guineas deutlich erkennen läßt. Auf ganz jugendlichen Altersstadien hebt sich die primäre Zitze mit Warze und Areola noch als vollkommen selbständige Knospe scharf von dem weiblichen Körper ab (Fig. 592).

Gänzlich anders liegen die Verhältnisse bei den Zitzen der Wiederkäuer[14]. Die primäre Mammaranlage zeigt hier niemals auch nur die Andeutung einer

Fig. 591. Brustbildung einer achtzehnjährigen Bewohnerin Neu-Guineas. (Nach Neuhauss[13].)

Fig. 592. Fünfzehnjähriges Tukano-Mädchen (Amazonas-Gebiet) mit scharf ausgeprägter Primärzitze. (Nach Koch-Grünberg[13].)

Zitzentasche, sie gibt einem einzigen starken Milchdrüsensproß den Ursprung und wird dann mehr und mehr zurückgebildet, emporgehoben von dem mächtig auswachsenden Cutiswall, der schließlich die gesamte Zitze bildet. Diese Zitze ist im Inneren von einem weiten Kanal, dem sog. Strichkanal, durchzogen, der sich nach innen zu einer geräumigen Milchzisterne erweitert und mit dieser die eigentlichen Mündungen der Milchdrüsen aufnimmt (Fig. 593). Eine ältere Auffassung deutete den Strichkanal als die erhalten gebliebene, stark entwickelte

Zitzentasche, in Wirklichkeit stellt er nichts anderes dar als den erweiterten Endabschnitt der Milchdrüsengänge.

Hinsichtlich der Milchdrüsengänge möge ganz im allgemeinen noch erwähnt werden, daß ihre Ausbildung bei den höheren Säugetieren genau wie bei den Beuteltieren durch sprossenartige Auswüchse vor sich geht, daß es ferner auch hier noch zur Anlage von Mammarhaaren und Talgdrüsen kommt, daß deren Reduktion aber hier bedeutend weiter vorgeschritten ist als dort, wirkliche Haare fast niemals mehr zur Ausbildung gelangen.

Überaus schwankend und mannigfach erscheint Zahl und Anordnung der Zitzen bei den einzelnen Säugetierformen[15]. Die Zitzenzahl kann zunächst jegliche Fixierung vermissen lassen, so unter den Beuteltieren bei Marmosa murina mit neun bis fünfzehn Zitzen, bei Peramys henseli mit siebzehn bis fünfundzwanzig Zitzen, so beim Hausschwein mit acht bis achtzehn Zitzen. Doch sind solche — eurythele — Formen selten, zumeist ist die Zahl fixiert — bei den stenothelen Formen —, dann aber in sehr verschiedenen Zahlenverhältnissen. Wohl die größte Zitzenzahl besitzt ein Insektenfresser, Centetes, mit elf Paaren, im ziemlichen Abstand folgen dann die übrigen mit zumeist sehr viel weniger Paaren. Noch fünf bis sechs Paare weisen Mäuse und Ratten auf, fünf Paare ein Beutler, Sminthopis, sowie viele Hunde, vier bis fünf Paare der Igel, vier Paare der Hamster, drei Paare der Maulwurf und die meisten Katzen, zwei Paare besitzen unter den Beutlern Macropus und Thylacinus, unter den höheren Säugern einige Edentaten wie Myrmecophaga und Dasypus, zwei bis ein Paar zeigen die Wiederkäuer, ein Paar endlich die Elefanten, die Cetaceen, die meisten Fledermäuse und die Primaten.

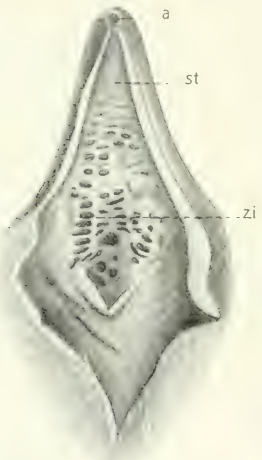


Fig. 593. Geöffnete Zitze einer Kuh. (Nach [illegible] und Barm[14].) a Mündung des Strichkanals (st), zi Milchzisterne mit den Mündungen der Milchdrüsen.

Nicht weniger wechselvoll ist die räumliche Anordnung der Zitzen. Deren Zustände werden verständlich aus der Entwicklungsgeschichte[16]. Wir sahen, wie als erste Anlagen sich überall paarige streifenartige Epidermisverdickungen zu beiden Seiten des Rumpfes bemerkbar machen; diese Streifen (Milchstreifen) wandeln sich durch lebhafte Zellvermehrung zu vorspringenden, bei voller Ausbildung von der Achselhöhle bis zur Weiche ziehenden Leisten, den Milchleisten oder Milchlinien, um, und lassen schließlich aus sich in Form epithelialer Verdickungen die reihenförmig angeordneten Milchhügel hervorgehen (Fig. 594), die Ausgangspunkte der oben bereits geschilderten Primärknospen der Zitzenanlagen. Bleiben diese letzteren in ihrem vollen Reihenbestand erhalten, so

wird sich an jeder Bauchseite eine kontinuierliche Reihe von Zitzen hinziehen, wie es etwa beim Schwein und beim Haushund (Fig. 595) der Fall ist. Weit häufiger aber tritt ein Ausfall von Zitzenanlagen ein und dann finden sich die Zitzen in isolierter Stellung verstreut über den ganzen Bereich der ursprünglichen Milchleiste. Es können die mittleren Anlagen in Wegfall kommen, dann erhalten wir pektorale und inguinale Gruppen von Zitzen, so bei der Hausratte (Fig. 596) und noch ausgeprägter bei einem Insektenfresser, Chrysochloris (Fig. 602), wo nur je ein einziges pektorales und inguinales Zitzenpaar vorhanden ist; es können die brustständigen Anlagen fehlen, wie bei den Wiederkäuern mit ausgesprochenster Inguinallagerung der Zitzen, es können die bauchständigen schwinden, wie bei den Primaten mit ebenso ausgeprägter Pektorallagerung.

Durch enges Zusammentreten mehrerer Zitzen und teilweise Verschmelzung ihrer zugehörigen Milchdrüsen entstehen die Euterbildungen der Huftiere. Bei den Rindern sind es zwei Paar von Zitzen, die sich derart vereinigen (Fig. 597), bei Schaf und Ziege ist es ein Paar. Beim Pferde trägt jede Euterhälfte eine einzige, seitlich komprimierte Zitze, doch ist letztere in Wirklichkeit eine aus der Verschmelzung zweier aufeinanderfolgender Zitzen hervorgegangene Doppelzitze, enthält als solche die entsprechende Zahl von Ausführgängen, Strichkanälen und Milchzisternen.

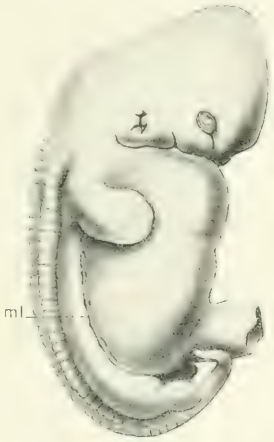


Fig. 594. Seitenansicht eines Schweineembryos mit Milchlinie (ml) und sich eben anlegenden Milchhügeln. (Nach Schultze[16].)

Eine Ausnahme in der Reihenstellung der Zitzen zeigen eigentlich nur gewisse Beuteltiere aus der Familie der Didelphyiden. Da können die Zitzen kreisförmig auf dem Bauche angeordnet sein oder sie können gar in Doppelreihen auftreten. Letzteres erklärt sich wiederum aus dem Verhalten der Primäranlage, in deren Bezirk die primären Zitzenknospen dann eben nicht nur hintereinander, sondern auch nebeneinander zu stehen kommen, durch Verschmelzung eines medianen Paares sogar unpaare Zitzen hervorrufen können (Fig. 598).

Maßgebend für Zahl, Anordnung und Lage der Zitzen sind zweifellos die allgemeinen Lebensformen des betreffenden Tieres nach Aufenthalt, Bewegung, Nahrungserwerb, Jungenpflege. Eine tiefer schürfende Analyse dieser Beziehungen ist freilich bisher noch kaum versucht worden, sie liegen am offensten in dem Verhältnis von Zitzenzahl und Jungenzahl. Schweine mit ihren zahlreichen Zitzen werfen bis zu vierundzwanzig Junge, Centetesweibchen mit ihren elf Zitzenpaaren bis zu einundzwanzig, Mäuse und Ratten mit fünf bis sechs Zitzenpaaren bis zu zwölf Junge; und im Gegensatz dazu besitzen Eichhörnchen mit zwei bis vier Zitzenpaaren nur drei bis vier Junge, Wiederkäuer mit ein bis zwei

Paar Zitzen nur ein bis zwei Junge und endlich die Säugetiere mit einem einzigen Zitzenpaar (wie Elefant, Primaten) in der Regel nur ein einziges Junges. Besonders wirksame Beziehungen zur Lebensform müssen aber vor allem dann bestanden haben und bestehen, wenn dadurch von der Norm gänzlich abweichende Lagen geschaffen wurden. So stehen die Zitzen bei manchen Fledermäusen achselständig, sie sind bei einem Halbaffen, Hapalemur, auf die Schultern verschoben, sie finden sich bei gewissen Nagetieren, wie vor allem bei Myopotamus, rückenwärts, bei einem anderen Nager, Capromys, auf den Oberschenkeln, bei einem Insektenfresser.

Fig. 595. Zitzen einer Hündin. (Nach Ellenberger und Baum[14].)

Fig. 596. Bauchansicht einer säugenden Ratte mit ihren Zitzenreihen. (Nach Henneberg[16].)

Solenodon, auf den Sitzhöckern. Erleichterte Zugänglichkeit für die Jungen mag wohl überall hier die Absonderlichkeit der Lage hervorgerufen haben, wie es leicht einleuchtet für die an der Brust der Mutter angeklammerten Jungen von Fledermäusen und Halbaffen, für die auf dem Rücken der schwimmenden Mutter sitzenden Jungen von Myopotamus.

Morphologisch liegen den wechselnden Zahlenverhältnissen ganz offenbar Reduktionsvorgänge zugrunde. Das geht schon daraus hervor, daß gar nicht

so selten die Zitzen in größerer Zahl angelegt, später aber wieder vermindert werden[17]. Bei Rindern hat man bis zu vier solcher überzähliger embryonaler Zitzen beobachtet, wogegen derartige Beobachtungen an menschlichen Embryonen nicht ganz zweifelsfrei sind. Vor allem treten dann aber bei erwachsenen Formen als anormale Zustände überzählige Mammarbildungen auf, Erscheinungen, die man als Hyperthelie zu bezeichnen pflegt, wenn man die Zitzenbildung ($\vartheta\eta\lambda\eta$ = Warze) allein berücksichtigt, als Hypermastie oder Polymastie, wenn zugleich der gesamte Milchdrüsenapparat dabei offensichtlich in die Augen fällt. Hyperthelie hat man bei den verschiedensten Säugetieren angetroffen[18]: erwachsene Weibchen des Tüpfelbeutelmarders (Dasyurus viverrinus) zeigten statt der normalen Zahl von sechs Zitzen deren sieben oder acht, bei Schafen und Rindern treten am Euter nicht selten zu den normalen Zitzen noch akzessorische Afterzitzen hinzu, die dann freilich in der Regel des Ausführganges entbehren (Fig. 597), ein überzähliges Zitzenpaar hat sich bei Rattenweibchen gefunden, desgleichen bei einem weiblichen Cercopithecus und so fort.

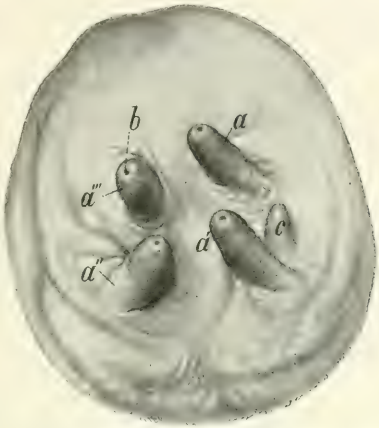


Fig. 597. Euter des Rindes. (Nach Ellenberger und Baum[14].) a—a''' die vier Hauptzitzen, b Ausführgang, c Afterzitze.

Besonderes Aufsehen haben solche Erscheinungen naturgemäß beim Menschen erregt und eine reiche Literatur hervorgebracht[19]. Die akzessorischen

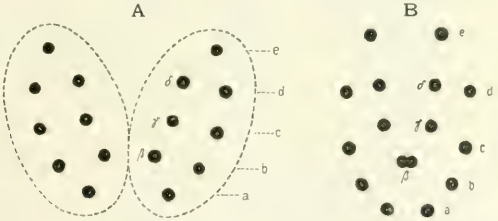


Fig. 598. Schematische Darstellung zur Erläuterung der doppelreihigen Zitzenanordnung bei den Didelphyiden: A Primäranlagen, B späterer Zustand. (Nach Bresslau III[10].)

Zitzen können bald oberhalb, bald unterhalb der normalen Brustwarzen sitzen, die Gesamtheit der beobachteten Fälle ergibt ein Schema, das mit nicht weniger als sechs Paaren überzähliger Zitzenbildungen in deren Anordnung in konver-

gierenden Linien gewissermaßen den Verlauf der embryonalen Milchleisten von der Achselhöhle bis zur Nabelgegend wiederzugeben scheint (Fig. 599). Als Beispiel für eine sehr gleichmäßige Ausbildung überzähliger Brustwarzen diene das untenstehende Bild einer Japanerin (Fig. 600), bei der die in der Achselhöhle liegenden Brustwarzen acht Tage nach der Entbindung die Größe eines Taubeneies aufwiesen. Im einzelnen ist naturgemäß Zahl, Lage und Ausbildungsgrad der überzähligen Gebilde sehr wechselnd. Bei den Europäerinnen sollen sie vorzugsweise unterhalb der normalen Brustwarzen liegen, bei den Japanerinnen oberhalb derselben, sie sollen weit häufiger links als rechts auftreten; sie können ganz normale Mammae mit voll entwickelten Milchdrüsen darstellen, es kann nur die Zitze mit Brustwarze und Areola vorhanden sein, es kann schließlich die Andeutung des Ganzen

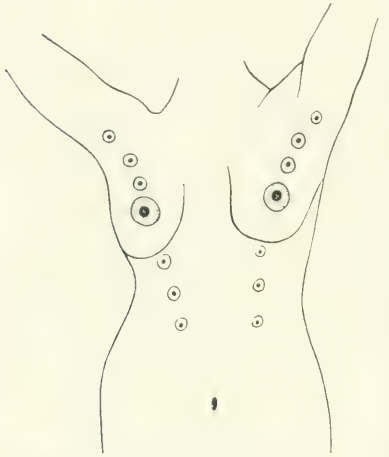


Fig. 599. Schema der Verbreitung überzähliger Zitzenbildungen beim menschlichen Weibe. (Nach Williams[19].)

Fig. 600. Polymastie bei einer vierundzwanzigjährigen Japanerin. (Nach Iwai, 9107[18]).

sich auf einen einfachen Pigmentfleck beschränken. In seltenen Fällen ist nur die in der Haut gelegene Milchdrüse entwickelt und fehlt die Zitzenbildung völlig. Verschiedene Zustände dieser Art vereinigt zeigte der Fall, der die Maximalzahl bisher gleichzeitig an demselben Individuum beobachteter Zitzen aufwies (Fig. 601); zum Teil besaßen hier die Zitzen einen wohl entwickelten pigmentierten Warzenhof, andere stellten einfache pigmentierte Papillen dar, das oberste Paar war ganz pigmentlos. Auf statistischer Grundlage ist man zu der Vermutung gelangt, daß Frauen mit überzähligen Brüsten eher zu Mehrgeburten neigen. Es würde das gewissermaßen eine wissenschaftliche Rechtfertigung der antiken Künstler sein, welche in kühnem Wurfe es wagten,

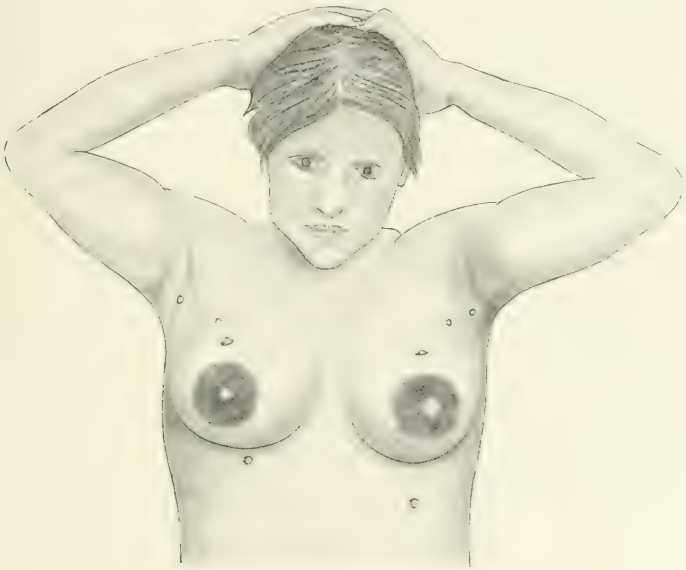


Fig. 601. Polymastie bei einem dreiundzwanzigjährigen Weibe aus Warschau. (Nach NEUGEBAUER[19].)

ein Symbol überquellender Fruchtbarkeit in einer vielbrüstigen Göttin zu schaffen, so wie es die ephesische Artemis und ihre zahlreiche Wiederholungen darbieten. Doch muß dazu bemerkt werden, daß neuere Untersuchungen[20] überzeugend begründen konnten, wie diese zahlreichen beutelförmigen Brüste, die so wenig eine organische Einheit mit ihrer Trägerin aufweisen, viel eher als Behangstücke eines die Gottheit bekleidenden Gewandes aufgefaßt werden müßten.

Die atavistische Deutung der überzähligen Brustwarzen als wiederkehrenden Teilen einer ursprünglich reicheren Zitzenreihe besteht zweifellos in den meisten

Fällen unwiderleglich zu Recht — aber nicht in allen. Wir kennen beim Menschen Fälle ganz absonderlicher Lagerung von Zitzen[21], in der Schultergegend, in der Leistenregion, an der Vulva, ja selbst auf der Innenseite des Schenkels. Hier muß man wohl annehmen, daß von der Primäranlage des Mammarapparates Zellenkomplexe sich abgespalten haben und weit von ihrem ursprünglichen Entstehungsort verschoben dort ihre spezifische Organanlage zur Entfaltung brachten. In ihnen hätten wir also wohl sicher anormale, pathologische Bildungen vor uns.

Überzählige Zitzen können trotz ihres rudimentären Charakters in ihrem Auftreten eine nicht unbedeutende Konstanz entwickeln. Es kann durch Selektion ihre an sich schwache Bildungstendenz verstärkt werden[22]. Aus einer Herde von Schafen, deren Muttertiere in einem hohen Prozentsatz (9%) überzählige Zitzen aufwiesen, wurden diese letzteren Tiere zunächst vorzugsweise und dann ausschließlich zur Weiterzucht benutzt, mit dem Ergebnis, daß die Trägerinnen überzähliger Zitzen zunächst an Zahl zunahmen, dann überwogen und schließlich bei gleichzeitiger Steigerung der Zitzenzahl allein vorhanden waren. Die folgende Tabelle wird dies klarer als viele Worte veranschaulichen:

Geburtsjahr	2 Zitzen	3 Zitzen	4 Zitzen	5 Zitzen	6 Zitzen
1890	83%	6%	11%	—	—
1893	22%	11%	67%	—	—
1895	—	4%	92%	4%	—
1896	—	—	85%	11%	4%
1899	—	2%	63%	15%	20%

Diese morphologischen Betrachtungen haben uns weit von unserem Ausgangspunkt fortgeführt, sie durften nicht unterdrückt werden, weil sie uns ja das Verständnis eines der auffallendsten äußeren Geschlechtsmerkmale weiblicher Säugetiere erschlossen. Wir kehren jetzt zu unserem eigentlichen Thema zurück. Die physiologische Bedeutung des gesamten Mammarapparates beruht auf dem Vorgange der Laktation, der Produktion der Milch, einer besonderen, den Jungen zur Nahrung dienenden Nährflüssigkeit. Das eigentliche Sekretionsorgan sind die Milchdrüsen, eigenartig modifizierte Hautdrüsen, welche zu den Schweißdrüsen sehr nahe Beziehungen aufweisen. Als solche treten sie ursprünglich in Verbindung mit Haaren auf, ein Zustand, wie er bei den Monotremen zeitlebens erhalten bleibt, wie er sich bei Beuteltieren und Monodelphiern wenigstens embryonal noch findet (vergl. oben S. 589). Die vielfach verästelten Drüsenschläuche bilden umfangreiche kompakte Körper unter der Haut. In welchem Umfange das geschehen kann, das zeige in einem lehrreichen Beispiel ein Insektenfresser, Chrysochloris, mit einem thorakalen und einem inguinalen Zitzenpaar (Fig. 602). Das vordere Paar dehnt sich hinter der Vorderextremität längs der Rumpfseitenteile weit aus, das inguinale umfaßt medianwärts von beiden Seiten her den After, bildet den ganzen hinteren Körperumriß und schiebt sich nach vorn hin über die hintere Extremität bis zum Knie vor[23]. Beim menschlichen Weibe liegen die eigentlichen Drüsenlappen mit ihren Ausführgängen eingebettet in Fettgewebe der Unterhaut und beides zusammen läßt die Vorwölbung ent-

stehen, welche wir als weibliche Brust bezeichnen, von der oben bereits die Rede war (Fig. 603).

Eine verstärkte Tätigkeit des gesamten Drüsenapparates und eine damit verbundene Volumzunahme des ganzen Mammarorganes tritt ein in Verbindung mit Trächtigkeit und Schwangerschaft, kann aber zuweilen auch ohne die zwingende Voraussetzung dieses physiologischen Zustandes einsetzen. So kann bei jungen Ziegen, die noch nie trächtig waren, durch öfteres Beklopfen der Euter normale Milchsekretion angeregt werden[25], eine jungfräuliche Hündin wies nach regulärem Brunstverlauf regelmäßig eine Anschwellung der Mammarorgane, verbunden mit reichlicher Milchproduktion, auf[26] und vereinzelt ist auch bei jungfräulichen menschlichen Weibern Laktation beobachtet worden[27]. Die Absonderung des Milchsekretes ist also dann in den Zusammenhang der Geschlechtsvorgänge als Folge der Brunst derart fest eingefügt, daß der sie ursprünglich auslösende Reiz, die Gegenwart des Embryos und Jungen, in Wegfall kommen kann.

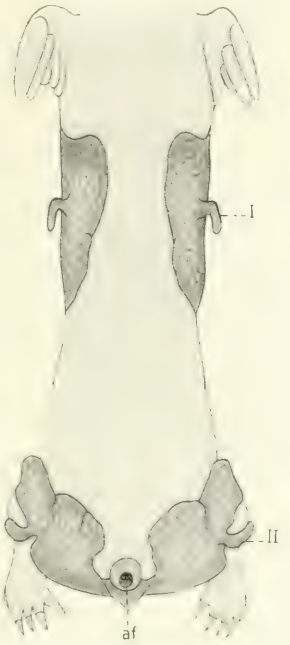


Fig. 602. Mammarapparat einer weiblichen Chrysochloris hottentota. (Nach Leche[23].) I thorakale, II inguinale Zitze.

Die wesentlichen Bestandteile der Milch[28] bestehen neben Salzen in Eiweißstoffen (Kaseinen, Laktoglobulinen, Laktalbuminen), Fetttropfen und gelösten Kohlehydraten (Milchzucker), Stoffen, die sich zunächst in den Wandepithelien der Drüsenläppchen ansammeln und dann in die Ausführgänge ausgestoßen werden. Unmittelbar vor der Geburt und in der ersten Zeit des Säugens treten in der Milchflüssigkeit die sog. Colostrumkörperchen auf, Leukozyten, die aus dem umgebenden Gewebe stammen und der Milch dieser ersten Nährperiode einen eigenen Charakter verleihen (Vormilch oder Colostrum). Im übrigen scheint die Milchflüssigkeit bei allen Säugetieren im wesentlichen die gleiche chemische Zusammensetzung aufzuweisen, nur zeichnet sich die Milch der Beuteltiere (Didelphys) durch einen sehr viel größeren Fettgehalt aus und deutet die dicke sahnenartige Beschaffenheit des Milchsekretes von Echidna auf beträchtlichere Differenzen hin. Die Menge der produzierten Milch ist sehr bedeutend, das menschliche Weib kann im Tagesmaximum bis zu vier Liter Milch abgeben und das Gesamtquantum der Milch einer säugenden Frau berechnet sich bei siebenmonatlicher Stilldauer auf anderthalb bis zwei Hektoliter.

Die Abgabe der Milch erfolgt zumeist durch ein aktives Saugen von seiten

des Jungen oder, bei den Monotremen, durch ein Auflecken der an den Mammarhaaren herabfließenden Flüssigkeit. Eine Ausnahme bilden die Wale, wo dem an der Zitze festgesaugten Jungen die in dem erweiterten Ausführgang angesammelte Milch durch die Tätigkeit eines besonderen Muskels direkt ins Maul gespritzt wird[29], eine solche Passivität der Jungen zeigt sich unter noch auffallenderen Erscheinungen bei den Beuteltieren[30]. Das in völlig unausgebildetem Zustande zur Welt gekommene Junge wird, wie wir schon sahen, von der Mutter in das Marsupium gebracht und mit seiner Mundöffnung an der Zitze angesetzt. Nun verwachsen die Mundränder des Jungen bis auf eine kleine runde Öffnung und umschließen dabei fest die Zitze, welche unter beträchtlicher Volumzunahme allmählich die ganze Mundhöhle des Jungen erfüllt und demgemäß, wie man es

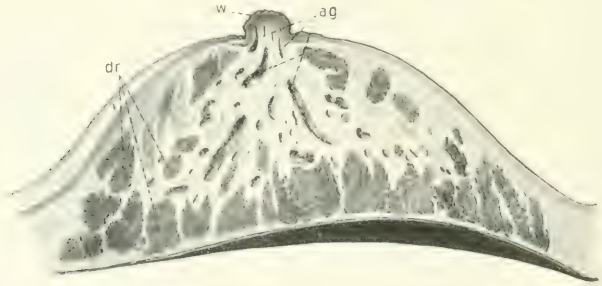


Fig. 603. Brustdrüse eines schwangeren menschlichen Weibes im Sagittalschnitt. (Nach Sobotta[31].) ag Milchausführgänge, dr Drüsenlappen, w Brustwarze.

bei Didelphys marsupialis beobachtet hat, unter olivenförmiger Anschwellung ihres Endabschnittes die Form dieser Mundhöhle annimmt. Auch hier erfolgt dann zunächst wohl ein ganz passives Einflößen der Milchflüssigkeit und später erst mag sich das Junge durch aktives Saugen unmittelbar an deren Aufnahme beteiligen.

Die Betrachtungen des zwanzigsten Kapitels zeigten uns eine ständig inniger sich gestaltende Verbindung zwischen Elternkörper und Brut, im wesentlichen basierend auf dem Schutzbedürfnis der letzteren. Jetzt wäre nachzutragen, daß gar nicht so selten die körperliche Berührung Betätigungen und Einrichtungen des elterlichen Körpers im Gefolge haben kann, die zugleich zur Ernährung der Brut dienen. Bei Clepsinen bringt das Körperepithel der Mutter an den Stellen, wo die Jungen mit ihren Saugnäpfen sich festgeheftet haben, hohe Drüsenzellen zur Ausbildung, deren körnige Sekrete offenbar als Nährstoffe von den Saugnapfzellen der Jungen aufgenommen werden[31]. Die in den Bursaltaschen von Amphiura squamata gelegenen Embryonen werden ernährt durch die Bestandteile zerfallender und abgestoßener Wandzellen eben dieser Taschen[32], eine

eiweißhaltige Flüssigkeit umspült als Nährflüssigkeit die Embryonen innerhalb der Bruträume der Daphniden[33], ähnliches geschieht in den Bruttaschen der Unioniden[34] und der Cyclas cornea[35]. Drüsige Wandzellen der Brutbehälter haben in den zuletzt genannten Fällen besonderen Anteil an der Ausbildung der Nährsubstanzen, solche Drüsenelemente können sich zu förmlichen selbstständigen Drüsenorganen zusammenfügen, so bei Pteraster obscurus, wo traubige Drüsenorgane schleimartige Sekretmassen in den Supradorsalraum absondern[36]. Besondere Abscheidungsorgane erreichen einen hohen Ausbildungsgrad bei

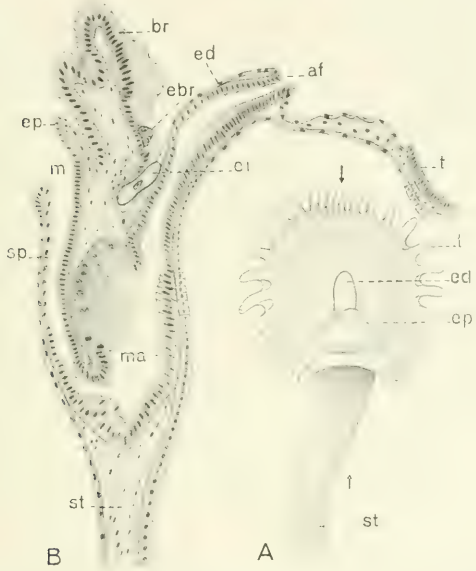


Fig. 604. Brutpflege von Loxosoma davenporti: A Flächenansicht eines voll ausgestreckten, nicht trächtigen Weibchens; B Sagittalschnitt durch ein trächtiges Weibchen (in der Richtung der Pfeile von A). (Nach Nickerson[38].) af After, br Brutorgan, ebr Embryo, ed Enddarm, ei eben ausgetretene Eizelle, ep Epistom, m Mundöffnung, ma Magen, sp Speiseröhre, st Stiel des Tieres, t Tentakel.

landbewohnenden Isopoden[37], wo innerhalb der Bruthöhle als Hypodermisausstülpungen zapfenartige Gebilde, sog. Kotyledonen, auftreten, deren Inneres von einer bräunlichen breiartigen, in den Brutraum diffundierenden Nährsubstanz erfüllt ist. Ein Ernährungsorgan hoher Ausbildungsstufe zeigen die entoprokten Bryozoen[38]. Als Brutbehälter dient da der flach ausgebreitete, von einem Tentakelkranz umstellte Vorraum, in den Mund und After sowie die Geschlechtsgänge münden (Fig. 604A). Und dieser Raum bietet nun nicht nur einen schützenden Raum ungestörter Entwicklung den Embryonen, er liefert ihnen zugleich in

Sekreten seines Wandepithels die notwendigen Nährstoffe. Bei Loxosoma erhebt sich zur Zeit der Trächtigkeit zwischen Mundschild (Epistom) und Enddarm eine hohe Falte, bestehend aus drüsigen Zylinderzellen, zwischen die Eier und Embryonen sich tief einbetten (Fig. 604 B); bei einem Pedicellinen, Ascopodaria macropus, stülpen sich ähnliche Drüsenepithelien gar sackförmig in das Innere des Körpers ein, erweitern sich hier zu umfangreichen blasigen Räumen und bieten so zahlreichen Embryonen Schutz und Nahrung bis zur Ausbildung der fertigen Schwärmlarve.

Bei Wirbeltieren ist es besonders das Blutgefäßsystem, welches die Abscheidung von Nährsubstanzen vermittelt. So sehen wir bei Aspredo laevis die Tragstiele der Embryonen von zahlreichen Gefäßen durchzogen, die in der Tragschale, also unterhalb der Eihülle des Embryos, einen ausgedehnten Kapillarplexus bilden[39]. Von Blutgefäßen umsponnen sind die Brutwaben der Pipa americana[40], überaus blutreich sind die Wandungen des bruthaltenden Kehlsackes des Rhinoderma darwini, und durch die starke Abgabe von Nährstoffen wird da der väterliche Organismus so sehr mitgenommen, daß er am Ende der Brutzeit fast nur noch aus Haut und Knochen besteht[41]. Näher im einzelnen ist uns der Verlauf der sekretorischen Vorgänge von den Lophobranchiern bekannt[42]. Es liegen ja hier die Embryonen in besonderen Nischen eines Brutraumes und die Wände dieser Nischen sind nun — es gilt das besonders von Syngnathus und Hippocampus — von einem dichten Blutgefäßnetz erfüllt, vermögen so eine überaus energische sekretorische Tätigkeit in Gang zu halten und ein Sekret zu liefern, das in einer weißlichen schleimartigen Flüssigkeit zahlreiche Fetttropfen, Leukozyten und Erythrozyten enthält. Zunächst werden diese Nährsubstanzen unter Diffusion durch die Eihüllen hindurch aufgenommen, später werden sie von den Embryonen direkt verschluckt.

Und neben der Ernährung ist es die Zuführung des Sauerstoffes, welche zu den Obliegenheiten des elterlichen Körpers gegenüber der Brut gehört. In der Darstellung des zwanzigsten Kapitels haben wir häufig genug darauf Bezug nehmen müssen. Hier möge jetzt nur noch ein Fall angeführt werden, bei dem der mütterliche Körper gerade in Rücksicht auf eben diese Aufgabe sehr eingreifende Veränderungen erfahren hat. Es handelt sich um solche Vertreter aus der Isopodenfamilie der Sphaeromiden, welche noch einen wohlentwickelten Brutraum tragen (vergl. S. 553ff.), um Formen wie Cymodoce, Cilicaea und andere[43]. Da werden nämlich zur Zeit der Trächtigkeit die gesamten Mundteile der Weibchen mehr oder weniger stark reduziert zugunsten einer beträchtlichen Verbreiterung der basalen Abschnitte der Maxillarfüße, deren besondere Aufgabe es ist, einen ständigen Strom frischen Atemwassers den Embryonen innerhalb des Brutraumes zuzuführen. Die Umbildungen sind derart eingreifender Natur, daß jegliche Nahrungsaufnahme mit den umgestalteten Mundwerkzeugen unmöglich geworden ist.

IX. Stufe. Die Anforderungen, welche von seiten der Brut an den Elternkörper hinsichtlich dieser notwendigsten Lebensbedingungen der Ernährung und

Atmung gestellt werden, müssen aber unvergleichlich sich erhöhen dann, wenn die Form der Brutpflege eingetreten ist, auf welche bereits am Ende des vorausgehenden Kapitels als einer neunten Stufe kurz hingewiesen worden ist, wenn die entwicklungsreifen und befruchteten Eier zunächst überhaupt nicht nach außen abgelegt werden, sondern vorerst innerhalb des weiblichen Genitaltraktus eine mehr oder weniger lange Zeitspanne ihrer Entwicklung durchlaufen. In der Innigkeit der Beziehungen zwischen mütterlichem Genitalapparat und Brut lassen sich zunächst morphologisch wiederum Abstufungen feststellen.

1. Unterstufe. Da kann ein Aufnahmebehälter unmittelbar nach außen an die Ausgangspforte sich anschließen: wenn bei den Schaben (Periplaneta) eine vom äußeren Integument gebildete muldenförmige Tasche zunächst die Eikapsel aus der weiblichen Geschlechtsöffnung aufnimmt und dieselbe unter Beihilfe der zugleich festhaltenden Gonapophysen in sich geborgen trägt[14]; wenn bei Branchipus und Artemia ein besonderer, ventralwärts das Abdomen in seinem vorderen Bereich weit vorbuchtender Eibehälter die jeweils aus den Ovidukten austretenden Eier empfängt, sie, prall von ihnen ausgedehnt, längere Zeit bis zu vorgerückteren Entwicklungsstadien in sich hält und sie schließlich durch eine hintere, von zwei lippenartigen Vorsprüngen umstellte Mündung nach außen entläßt[15]; wenn bei manchen Ascidien, den Pyrosomen[16] und den Salpen[17] der Kloakenraum als Ort der Eientwicklung dient (vergl. weiter unten S. 633 f.); wenn bei einigen Schnecken ein beutelförmiger Brutsack sich an das Ende der Geschlechtswege anschließt. Es handelt sich in letzterem Falle um eigenartige prosobranchiate Schnecken des süßen Wassers, um die an den Felsenufern des Tanganyikasees lebende Tanganyikia rufofilosa und um die Melania episcopalis[18]. Von der im Grunde des Mantelraumes gelegenen Geschlechtsöffnung führt eine tiefe Furche am Seitenrand des Körpers entlang bis unter das rechte Auge, leitet von hier unter Vermittelung eines engen Kanals über in einen weiten, nach der Mitte und linken Seite des Körpers sich hinziehenden Sack, der zur Brutzeit die Eier aufnimmt und alsdann eine mächtige Anschwellung der betreffenden Körperpartie hervorrufen kann (Fig. 605).

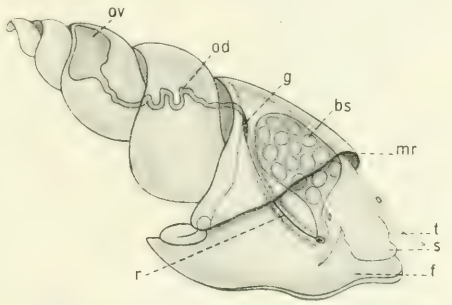


Fig. 605. Lage der Geschlechtsorgane bei einer weiblichen Melania episcopalis. (Nach Moore[48].) bs Brutsack, g Geschlechtsöffnung, f Fuß, mr Mantelrand, od Eileiter, ov Ovarium, r äußere Genitalrinne, s Schnauze, t Tentakel.

2. Unterstufe. Auf einer zweiten Stufe wird dann der Endabschnitt der Genitalwege selbst, die Scheide oder Vagina, zum Brutbehälter. Es sind besonders zahlreiche Insekten, welche uns derartige Verhältnisse zeigen. Zunächst einige

exotische Schaben. Die Eikapseln, welche unsere Schaben mit sich herumtragen, werden in den Endabschnitten der Vagina gebildet und von da in die äußere Hauttasche, von der wir eben erst sprachen, eingeschoben, sie bleiben bei Formen wie Eustegaster, Oxyhaloa und Blabera in der nunmehr zu einem gewaltigen dünnwandigen Brutsack aufgetriebenen Scheide liegen (Fig. 606)[49]. Eingeschlossen in die doppelte Sicherung von Vagina und Eikapsel vollenden die Jungen ihre Entwicklung, bis schließlich die Eikapsel auseinanderbirst und sie frei und selbständig aus der Vaginalöffnung nach außen austreten läßt. Und wieder bei einer anderen Schabe, bei Panchlora[50], ist dann die ursprüngliche Schutzhülle der Eikapsel fast ganz verloren gegangen, zum mindesten nur noch als äußerst zarte Membran erhalten geblieben, jetzt ist die Vagina zu einer wirklichen echten Brutkammer geworden.

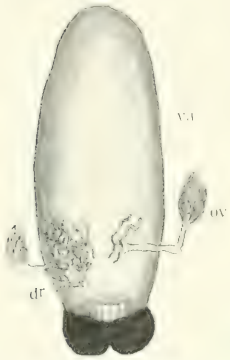


Fig. 606. Weiblicher Genitalapparat von Blabera. (Nach Hoffmann.) dr Anhangsdrüsen der Vagina, ov Ovarium, va Vagina.

Und als solche spielt sie eine besonders große Rolle bei zahlreichen Fliegen. Da können zunächst gelegentlich, wie es wohl bei unserer Schmeißfliege (Musca vomitoria) der Fall sein kann, von den Eiern, welche die Vagina passieren, einige wenige oder auch zahlreiche daselbst längere Zeit zurückgehalten werden — etwa bei Störungen während der Eiablage — und dann erst auf einem vorgeschritteneren Entwicklungsstadium ins Freie gelangen. Es wird dieses Zurückhalten zur festen Regel bei zahlreichen Tachiniden[51], womit in Zusammenhang die Vagina sich in einen langen spiralförmig gewundenen Schlauch umwandelt, der strotzend sich mit Eiern füllt und dieselben bis zur vollen Ausbildung der Maden in sich aufbewahrt (Fig. 607). In anderen ähnlichen Fällen wird die Vagina zu einem langgestreckten zylindrischen Schlauch, der jeweils nur zur Aufnahme einer einzigen großen Larve befähigt ist, so liegen die Verhältnisse bei Mesembrina meridiana[19], so vor allem bei der Tsetsefliege, der Glossina palpalis[52]. Der innere Genitalapparat einer solchen weiblichen Tsetsefliege ist winzig klein in seinen nur je aus einer einzigen Eiröhre bestehenden Ovarien und seinen Eileitern, ganz ungeheuer mächtig entwickelt ist dagegen die Vagina, sie ist zu einem gewaltigen weiten Sack geworden, der dann, wenn er von einer erwachsenen Larve erfüllt ist, fast die ganze ventrale Hälfte des Abdomens ein-

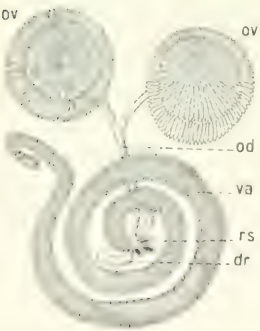


Fig. 607. Weiblicher Genitalapparat von Echinomyia grossa. (Nach Perrou[51].) dr Anhangsdrüsen, od Eileiter, ov Ovarien, rs Receptaculum seminis, va Vagina.

nimmt (Fig. 608). In den Ovarien entwickelt sich jeweils nur ein einziges Ei, dasselbe steigt in die Vagina hinab und wird hier zunächst zur jungen Larve; diese durchbricht alsbald die Chorionhülle des Eies, liegt nun frei in der Vagina, macht mehrere Häutungen durch und wird schließlich, wenn sie gänzlich ausgewachsen ist, nach außen ausgestoßen, worauf sie alsbald in lebhafter Bewegung einen Schlupfwinkel aufsucht und sich sofort zur Tönnchenpuppe verwandelt. Dieser Vorgang wiederholt sich in dem etwa dreimonatlichen Leben eines Weibchens acht- bis zehnmal, für ihn ist also charakteristisch, daß sich der gesamte Entwicklungsverlauf innerhalb des mütterlichen Körpers abspielt. Und das, was hier unter Fliegen als vereinzelte Erscheinung sich zeigt, wird zur allgemeinen Regel bei einer ganzen großen Gruppe anderer Dipteren, bei den Pupiparen[53], wo die morphologischen Verhältnisse ganz ähnlich liegen wie bei der Tsetsefliege. Bei einem als Beispiel herausgegriffenen Vertreter, bei Melophagus ovinus, enthält jedes Ovarium zwei Eiröhren, deren einzelne Eier ganz langsam in der Reife aufeinanderfolgen (vergl. Fig. 626, S. 623), so daß während eines ganzen Jahres nur etwa zwölf Eier produziert werden. Eines derselben nach dem anderen gelangt wiederum in die Scheide, durchläuft hier seine ganze Larvenentwicklung unter ganz ähnlichen Beziehungen, wie wir sie von der Tsetsefliege eben kennen lernten, und wird schließlich in einem zur Verpuppung reifen Zustand geboren, nicht bereits als Puppe, wie der alte, von Latreille zufolge einer falschen Deutung der Tatsachen gegebene Name anzunehmen scheint.

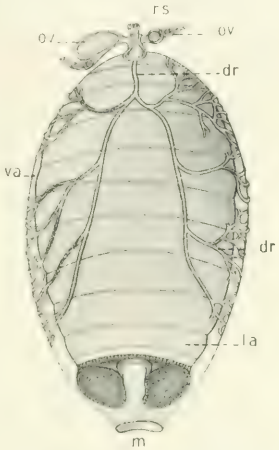


Fig. 608. Weiblicher Genitalapparat einer Glossina palpalis mit trächtiger Vagina, in Dorsalansicht. (Nach Roubaud[52].) dr Nährdrüsen, la Larvenkörper, m Vaginalmündung, ov Ovarien, rs Receptaculum seminis, va Vagina.

Geschaffen wird der Raum eines Brutsackes in den eben besprochenen Fällen durch eine mehr oder weniger starke Ausdehnung der Vagina selbst, es kann ein solcher Brutraum aber auch eine größere morphologische Selbständigkeit gewinnen, wenn er sich als eine Aussackung von der Vagina abgliedert. Das ist eingetreten bei der Fleischfliege, Sarcophaga carnaria, wo seitlich in die Vagina ein zweiteiliger, vielfach gefalteter Blindsack mit schlitzförmiger Öffnung einmündet

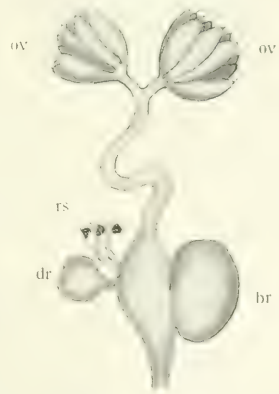


Fig. 609. Weibliche Geschlechtsorgane einer Sarcophaga. (Nach Holmgren[49].) br Brutsack, dr Anhangsdrüsen, ov Ovarien, rs Receptaculum seminis.

(Fig. 609)[49]. Durch die Aufnahme der befruchteten, sich der Länge nach nebeneinander anordnenden Eier wird der Blindsack zu einer mächtigen dünnwandigen Blase ausgedehnt, er bewahrt die Eier bis zum Ausschlüpfen der jungen Larven, die dann vom Muttertier auf faulenden animalischen Substanzen abgesetzt werden. Ganz ebenso verhält sich als eine zweite Fliege die Musca sepulcralis.

3. Unterstufe. In einem dritten Gliede der Stufenfolge übernimmt der Eileiter die Aufgaben eines Brutbehälters und wird dadurch zum Uterus. In den verschiedensten Tierklassen verwirklicht sich das immer von neuem. Recht vereinzelt bei Wirbellosen. Unter den Nematoden wäre da als ein bekannter Fall anzuführen die Trichine, unter den Echinodermen eine Holothurie, die Chiridota contorta[51], in deren Genitalschläuchen die Jungen ihre ganze Entwicklung durchmachen, unter den Rädertieren die Gattung Asplanchna und festsitzende Formen wie Stephanoceros und Apsilus[55], in deren Ovidukten gleichfalls die ganze Embryonalentwicklung sich abspielt. Von Mollusken gehören in diesen Zusammenhang zunächst einige Prosobranchier des süßen Wassers, darunter vor allem unsere Paludina vivipara[56], deren zum Uterus erweiterter distaler Eileiterabschnitt zwanzig bis vierzig von Eischalen und Eiweiß umhüllte Eier aufnimmt (Fig. 610) und bis zur Ausbildung der jungen Schnecken in sich bewahrt; darunter ferner einige prosobranchiate Schnecken des Tanganyikasees[57], wie etwa Typhobia, bei der eine mächtige untere Aussackung des Ovidukts als Uterus dient; darunter endlich einzelne Littorina-Arten[58] wie die Littorina rudis, deren trächtige Weibchen hunderte von Eiern und Embryonen ganz verschiedener Entwicklungsstadien gleichzeitig mit sich in den Eileitern herumtragen können. Zu nennen wären weiter hier einige Lungenschnecken: es sind Helix-Arten beschrieben worden[59], wie Helix inaequalis, unidentata, studeriana, welche ihre von Kalkschalen oder häutigen Membranen umschlossenen Eier in stark erweiterten Abschnitten des Eileiters bis zur Ausbildung junger Schnecken bei sich behalten; es ist ähnliches von einigen Clausilien (biplicata und perversa) bekannt[60], wo der ganze mittlere drüsige Abschnitt des Eileiters sich bruchsackartig zur Aufnahme der jungen Schnecken ausdehnt (Fig. 611).

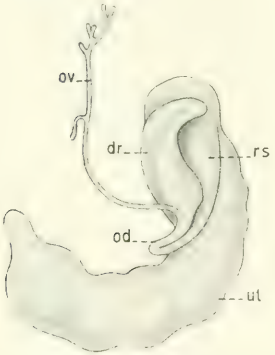


Fig. 610. Trächtiger weiblicher Geschlechtsapparat von Paludina vivipara. (Nach Bataillon[56].) dr Eiweißdrüse, od Eileiter, ov Ovarium, rs Receptaculum seminis, ut Uterus.

Ganz spärlich nur sind in diesem Zusammenhange die Gliedertiere vertreten. Wir wissen von Skorpionen, daß bei ihnen die Embryonalentwicklung sich fast vollständig innerhalb der Eileiter vollzieht[61], ähnliches von Walzenspinnen (Solifugen), wo zum wenigsten bei Galeodes caspius die Eier auf einem

so weit vorgeschrittenen Stadium der Entwicklung abgelegt werden, daß die Jungen sehr bald danach auskriechen[62]. Beschrieben worden ist ferner von einigen parasitischen Milben[63], von dem auf Insektenlarven schmarotzenden Pediculoides ventricosus sowie von der an Wiesengräsern saugenden Pediculopsis graminum, daß deren Weibchen in ihrem mächtig angeschwollenen Hinterleib innerhalb der Eileiter ihre Eier bis zur Ausbildung der sechsbeinigen Larven oder gar bis zum fertigen Nymphenstadium mit sich herumtragen (vergl. Fig. 646, S. 648). Und außer diesen Spinnentieren treten unter den Arthropoden in den Kreis analoger Erscheinungen nur noch die Onychophoren, also die Peripatus-Arten[137], von denen zwar einige wenige, wie der australische Ooperi-

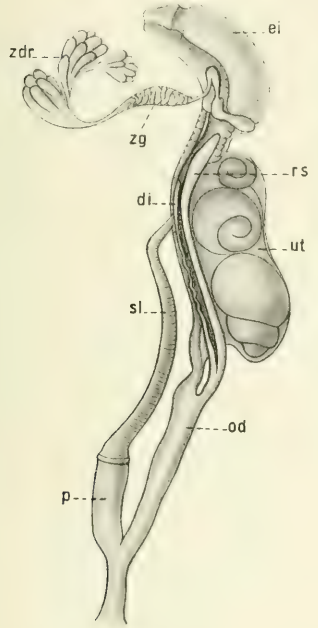


Fig. 611. Genitalorgane einer trächtigen Clausilia perversa. (Nach Steenberg[60].) di Divertikel des Receptaculums, ei Eiweißdrüse, od Eileiter, p Penis, rs Receptaculum seminis, sl Samenleiter, ut Uterus, zdr Zwitterdrüse, zg Zwittergang.

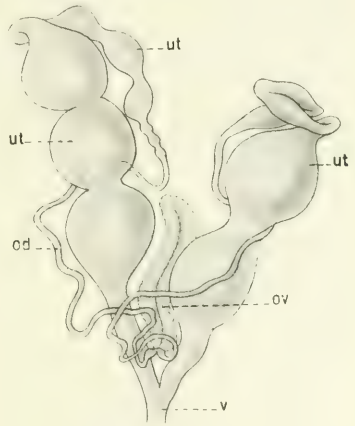


Fig. 612. Weibliche Geschlechtsorgane eines trächtigen Peripatopsis blainvillei. (Nach Bouvier[137].) od Eileiter, ov Ovarien, ut Uterusschläuche, v Vagina.

patus, ihre dotterreichen Eier direkt ablegen, die übrigen aber die Embryonen während einer langen Entwicklungszeit in den Eileitern zurückhalten. Diese Eileiter entspringen zunächst von den Ovarien als ganz dünne Schläuche, sie werden in ihrer distalen Hälfte durch die eingelagerten Embryonen mächtig ausgedehnt, und zwar in nach außen hin sich verstärkendem Maße, da die jüngsten und mithin kleinsten der auf verschiedenen Entwicklungsstadien stehenden Embryonen naturgemäß am weitesten nach innen gelegen sind (Fig. 612).

Noch vereinzelter begegnet man solchen Gewohnheiten bei den Tunikaten: über eine den Polycliniden nahestehende Familie sozialer Ascidien liegen Angaben vor[64], nach denen der ausgedehnte proximale Abschnitt des Eileiters bis zu zwölf Embryonen als eine Art Uterus in sich tragen kann. Überaus bedeutungsvoll wird das alles aber dann bei den Wirbeltieren, bei Haien, Salamandern, einzelnen Fröschen, bei zahlreichen Reptilien, bei fast allen Säugetieren.

Manche Haifische,wie Scyllium, Pristiurus und Raja, legen ihre Eier ab, letztere erscheinen daher stets zum Schutze von einer starken hornigen Eikapsel umschlossen, viele andere aber — ich nenne Acanthias vulgaris, Mustelus, Heptanchus, Zygaena, Carcharias, Centrophorus, Squatina, Torpedo, Trygon, Myliobatis — halten ihre Eier in den Eileitern zurück bis zur vollen Ausbildung der Jungen[65]. Damit wird eine Eikapsel überflüssig; wohl kann sie noch nachweisbar sein als eine zartwandige Hülle, die zumeist eine größere Zahl von Embryonen gleichzeitig umschließt, früher oder später aber zerreißt sie und läßt dann die Embryonen frei in dem Lumen der Eileiter liegen. Die Eileiter selbst werden durch die Gegenwart der Embryonen, deren Zahl je nach den Arten und selbst Individuen nicht unbeträchtlich schwankt, mächtig aufgetrieben, heben sich in ihren mittleren und unteren Abschnitten als Uterus scharf von den übrigen Teilen ab (Fig. 613). Die Anpassungen an die neuen Aufgaben können noch eingreifender umgestaltend wirken. Zuweilen, wie bei Mustelus antarcticus, erscheint der Uterusabschnitt im Inneren gekammert, Schleimhautfalten schieben sich zwischen die Embryonen ein und sondern für sie so viel einzelne Räume ab, als Embryonen vorhanden sind (Fig. 614). Oder aber, bei gewissen Rochen, beispielsweise bei Trygon walga, erreichen die Embryonen noch im Mutterleibe eine so bedeutende Größe, daß sie den Körper der Mutter enorm auftreiben, und diese Raumbeanspruchung mag wohl mit die Ursache gewesen sein, daß bei manchen Haien nur noch die eine Hälfte der weiblichen Geschlechtswege als Uterus funktioniert. Bei Centrophorus granulosus ist die rechte Seite tätig, bei Trygon die linke. Die Spezialisierung ist bei Centrophorus noch weniger weit durchgeführt, linker Eierstock und linker Uterus sind noch wohl entwickelt, letzterer bringt sogar noch fast regelmäßig zur Zeit der Trächtigkeit eine Eikapsel zur Ausbildung, deren wesentlicher Inhalt, das Ei, aber freilich stets fehlt. Bei manchen Trygon-Arten kann zwar rechterseits der Eileiter in seinem ganzen Umfang als dünnes Rohr noch erhalten sein (Fig. 613), er kann aber bei anderen, bei Trygon bleekeri etwa, zusammen mit dem rechten Ovarium völlig in Wegfall kommen. Die morphologischen Umgestaltungen, welche die innere geschlechtliche Organisation durch die dauernde Gegenwart der Embryonen innerhalb der Genitalwege schließlich erfahren kann, sind also gar nicht so unbeträchtliche.

Nur wenige Knochenfische sind in diesem Zusammenhang zu zitieren, eigentlich nur einige japanische Vertreter der Familie der Embiotociden[66]. Bei Neoditrema japonica und bei Ditrema temmincki entwickeln sich die Embryonen innerhalb des stark erweiterten Eileiters zu voll ausgebildeten kleinen Fischen (Fig. 615). Zahlreicher sind die Beispiele unter den Amphibien. Da beherbergen die Weibchen mancher Blindwühler, der Coecilia compressicauda und des Sipho-

nops thomensis, die Jungen bis zum Abschluß der Metamorphose in ihren Eileitern[67], da bringen unter den Salamandern die Salamandra-Arten sowie, wenigstens unter besonderen Umständen, der Proteus anguineus[68] lebendige Junge zur Welt, da gibt es endlich sogar einzelne Kröten,

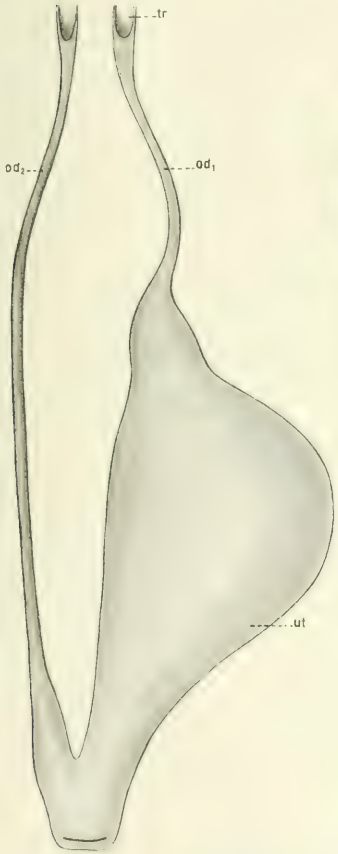


Fig. 613. Geschlechtsgänge eines trächtigen weiblichen Trygon pastinaca. (Nach Redeke[65].) od_1 linker, od_2 rechter Eileiter, ut Uterusabschnitt, tr Abdominaltrichter.

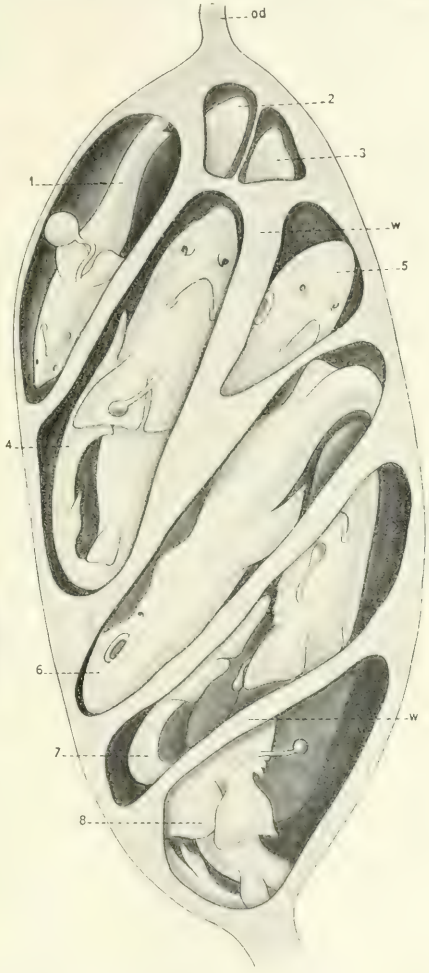


Fig. 614. Eröffneter Uterus von Mustelus antarcticus mit acht (1—8) Embryonen. (Nach Parker, 1882[65].) od Eileiter, w Scheidewände der einzelnen Embryonalkammern.

ostafrikanische Nectophryne-Arten[69], welche zahlreiche Junge in ihren zu dünnwandigen Säcken aufgetriebenen Eileitern mit sich herumtragen.

Eine direkt häufige Erscheinung ist das Gebären lebendiger Jungen bei den Reptilien. Es besteht hier zunächst die ausgesprochenste Tendenz, auch solche Eier, welche in einer völlig normalen Form zur schließlichen Ablage gelangen, bis zu einem gewissen, mehr oder weniger weit vorgeschrittenen Stadium der Embryonalentwicklung in den Eileitern zurückzuhalten. So findet man nicht selten bei eierlegenden Lacerta-Arten, daß die Embryonen zur Zeit der Ablage der Eier ihre Entwicklung bereits begonnen haben, daß sie bei einzelnen Formen, wie der Lacerta stirpium, in ihrer Entwicklung sogar schon ziemlich weit vorgeschritten sind[70]. Ähnliches trifft man bei Schlangen, eben abgelegte Eier von Tropidonotus natrix oder viperinus können schon wohl entwickelte Embryonen in ihrem Inneren einschließen[70], ähnliches gilt von Krokodilen[71]. Doch bedürfen überall hier die Jungen noch einer meist monatelangen Entwicklung außerhalb des Mutterleibes, ehe ihre Ausbildung völlig abgeschlossen ist, überall sind sie daher durch feste äußere Eischalen gegen die Umwelt geschützt. Dann aber

Fig. 615. Weibchen von Ditrema temminckі mit freigelegtem Inhalt des trächtigen Eileiters. (Nach Doflein[66].)

können die Embryonen auch bis zum vollen Abschluß ihrer Entwicklung in den Eileitern des Muttertieres verharren, und jetzt tritt ganz die gleiche Erscheinung ein, die wir bei Haien schon feststellen konnten, die Eischale wird nutzlos und daher zurückgebildet. Sie ist noch ziemlich dick bei Lacerta vivipara wird aber außerordentlich dünn und durchscheinend bei der Blindschleiche, sie ist fein und zart bei vielen lebendig gebärenden Schlangen. wie bei Coronella laevis, Vipera berus, Lachesis lanceolatus, Crotalus herridus, bei den Seeschlangen (Hydrophiinen)[70]. In allen diesen Fällen wird das Junge zumeist noch von zarten Eischalen umschlossen geboren und erst ein unmittelbar nachfolgendes gewaltsames Zersprengen der Umhüllung macht es völlig frei. Man pflegt dann wohl noch nicht von einem vollendeten Akt des Lebendiggebärens, noch nicht von einer echten Viviparität, zu sprechen, sondern von einer Ovoviviparität, Begriffe, zwischen denen freilich kaum eine scharfe Grenze zu ziehen ist*). Vielfach kann

*) Oviparität, Ovoviviparität und Viviparität sind durch alle nur denkbaren Übergänge miteinander verbunden. Allererste Anfänge, die zur Viviparität hinführen, finden wir dann, wenn

bei der Blindschleiche die so überaus zarte Eischale noch im Eileiter zerreißen, dann treten die Jungen direkt frei ans Tageslicht. Und das ist natürlich überall da der Fall, wo die Eischale schon im Eileiter wirkliche Reduktionen erleidet, wenn sie entweder nur noch als ein dem Embryo seitlich anliegendes scheibenförmiges Plättchen sich zeigt, wie bei der australischen Eidechse Trachydosaurus asper[87], oder wenn sie in zusammengeschrumpften Resten am unteren Pol des Eies sich anhäuft, wie bei dem südeuropäischen Scincide Gongylus ocellatus[88], oder wenn sie gar von vornherein restlos geschwunden ist, wie bei dem indischen Agamiden Cophotis ceylanica[89] oder bei der südeuropäischen Seps chalcides[90].

---

die Eier noch durchaus als Eier abgelegt werden, aber die ersten Entwicklungsvorgänge sich doch bereits innerhalb der Geschlechtswege abgespielt haben. Alle Tiergruppen liefern Beispiele hierfür. Bei einzelnen Nemertinen, bei Carcinonemertes- und einigen Stichostemma-Arten, sind die ersten Entwicklungsphasen bei der Eiablage schon durchschritten[72], viele Nematoden legen ihre Eier auf den verschiedensten Stadien der Embryonalentwicklung ab[73], bei Branchipus enthalten die abgelegten Eier schon weit vorgeschrittene Embryonen[74], bei Chermes abietis beginnt die Blastodermbildung bereits in den Eiröhren, während bei den übrigen Arten die Furchung erst nach der Eiablage einsetzt[75], bei einer Fliege, der Calliphora erythrocephala, befindet sich das abgesetzte Ei nicht selten bereits auf einem vorgerückteren Entwicklungsstadium[76], die Eier der Blindwühler (Gymnophionen) werden erst nach bereits vollendeter Furchung abgesetzt[77] und so fort. Es braucht kaum nach dem im Haupttext schon Gesagten noch weiter ausgeführt zu werden, wie es nur einen prinzipiell ganz kleinen Schritt weiter bedeutet, um zur Ovoviviparität und schließlich zur Viviparität zu gelangen. Wie enge das alles zusammenhängt, dafür noch ein Beispiel aus unserer einheimischen Tierwelt. Die Larven der Salamandra maculosa werden noch von der Eihaut umhüllt abgesetzt, befreien sich erst im Wasser durch kräftige Körperbewegungen aus derselben, es ist mithin Salamandra maculosa typisch ovovivipar. Künstlich unter sehr hoher Temperatur gehalten, legt das Muttertier Eier ab, die sehr viel weniger weit in der Entwicklung vorgeschritten sind, nähert sich also stark einem oviparen Verhalten; und umgekehrt bewirkt ein Aufenthalt in niederen Temperaturen, daß den abgesetzten Jungen die Eihüllen ganz fehlen, daß also Viviparität eintritt[78]. Ähnliches gilt für Lacerta vivipara, wie der Haupttext sagt.

Gleiche Tierformen können die verschiedenen Stufen vereint aufweisen. Die Eier, welche eine Tachinide, die Parexorista cheloniae, auf die Haut kleiner Raupen ablegt, sind bald noch völlig unentwickelt und brauchen daher noch eine ganze Woche, bis die jungen Larven ausschlüpfen, enthalten in anderen Fällen innerhalb der Eihüllen die bereits völlig ausgebildeten Larven, die dann auch sofort schlüpfen[79]. Eine andere Fliege, die Musca corvina, ist im nördlichen Rußland ovipar, in der Krim zur heißen Sommerzeit sowie in den Tropen vivipar[80]. Eine Ephemeride, Chloeopsis diptera, ist in Norddeutschland und in Nordfrankreich ovipar, in Südfrankreich und Italien vivipar[81]. Es können ganz nahe verwandte Arten der gleichen Gattung sich gegensätzlich verhalten: von der Meeresschnecke Littorina sind rudis und neritoides vivipar, littorea und obtusata dagegen ovipar[82], von dem Chrysomeliden Orina ist vittigera lebendig gebärend, legt tristis Eier ab[83], von der Fliege Mesembrina ist meridiana vivipar, sind es respendens und mystacea nicht[84]. Verwandte Gattungen mit völlig gleichen Lebensgewohnheiten offenbaren die nämlichen Gegensätze: unter den Tachiniden setzen die einen, wie Tachina larvarum, ihre Eier in völlig unentwickeltem Zustand auf die Wirtstiere ab, andere, wie Dexodes nigripes, direkt die fertigen lebenden Larven[85], unter den termitophilen Fliegen ist Termitoxenia ovipar, dagegen die nahe verwandte Termitomyia vivipar[86]. Das alles mahnt zur Vorsicht beim Suchen nach den Ursachen, die es angemessen erscheinen ließen, in dem gegebenen Falle der jungen Brut einen so besonderen ausgiebigen Schutz und sonstige Vorteile zu bieten. Wenn im einen Falle niedere Temperaturen das Auftreten der Viviparität begünstigen, so sind es im anderen gerade umgekehrt hohe Temperaturen, oder aber es stehen den Gegensätzen im Absetzen der Brut solche der Lebensgewohnheiten überhaupt nicht zur Seite.

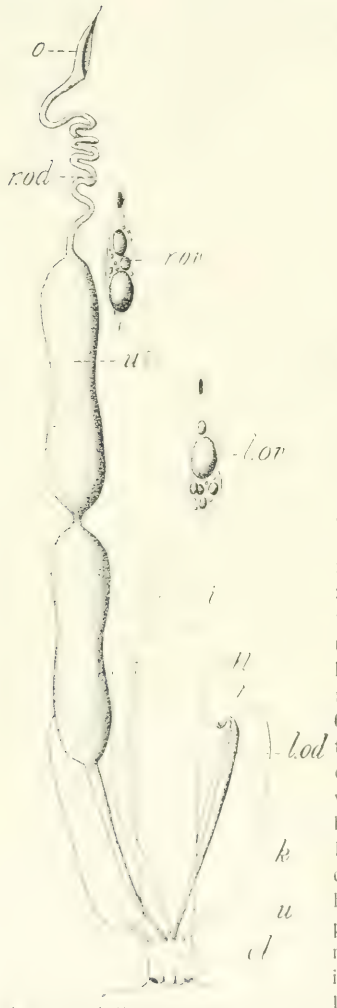


Fig. 616. Weibliche Urogenitalorgane einer trächtigen Anniella pulchra. (Nach Cox und Kuhnert.) bl Harnblase, cl Kloake, i Dünndarm, k Niere, lod linker Eileiter, lov linkes Ovarium, o Abdominaltrichter, r Enddarm, rod rechter Eileiter, rov rechtes Ovarium, u Harnleiter, ut Uterusabschnitt des Eileiters.

Wie wenig scharf die Grenzen zwischen allen diesen Zuständen fixiert sind, das geht am besten daraus hervor, daß man diese Grenzen experimentell nicht unbeträchtlich verschieben kann. Hielt man Elterntiere von Lacerta vivipara, die im allgemeinen kühlere Wohnorte bevorzugen, längere Zeit konstant unter einer abnorm hohen Temperatur von mindestens 25° C, so konnte schließlich eine Ablage von Eiern erzielt werden, die von einer recht festen, gelblichweißen pergamentartigen Schale umschlossen waren und erst nach mehreren Wochen ein Ausschlüpfen der Jungen zeigten, während letztere sonst stets unmittelbar nach der Geburt ihre dünnen Eischalen zersprengen[91].

Die äußeren Veränderungen, welche die Eileiter bei den Reptilien durch die Gegenwart der Embryonen erleiden, sind im allgemeinen nur geringfügiger Natur. Der Druck der Embryonalkörper läßt an den von ihnen eingenommenen Stellen die Ovidukte zu mächtigen, von ganz dünnen durchscheinenden Wänden umschlossenen Auftreibungen anschwellen, zu förmlichen Brutkammern, die durch enge Verbindungsröhren miteinander in Zusammenhang stehen (Fig. 616)[92]. Wirkliche morphologische Umgestaltungen treten aber nicht ein, mit Ausnahme des einen Falles, wo wir, in einer ziemlich vollendeten Parallele zu Haien, eine Rückbildung des Eileiterapparates an der einen Körperseite antreffen. Es handelt sich um eine kalifornische, zu den Amphisbaenen gehörige fußlose Eidechse, um die Anniella pulchra[93], eine ovovivipare Form, deren rechter wohl entwickelter Eileiter zwei Eier in typisch ausgeprägten Brutkammern enthält, deren linker Eileiter dagegen zu einem kleinen drüsigen Schlauch zurückgebildet ist (Fig. 616). Die Ovarien werden davon nicht berührt, sie haben in ihrer paarigen Ausbildung keine Einbuße erlitten. Die beengten Raumverhältnisse innerhalb des langge-

streckten schlangenartigen Körpers mögen wohl nicht zum wenigsten mitverantwortlich sein für diese einseitige Entwicklung des Uterusapparates.

Von einer wirklichen morphologischen Umgestaltung der weiblichen Geschlechtswege kann man immerhin auch hier kaum reden, eine solche tritt uns in schärfster Ausprägung erst entgegen bei der Tierklasse, bei welcher die Aufnahme des Embryos in die mütterlichen Genitalgänge zu einer festen, nie durchbrochenen Regel geworden ist, bei den typischen Säugetieren[94]. Nur die primitiven Ausgangsformen aller Säugetiere, die Monotremen, sind noch eierlegende Tiere und schalten daher aus dieser Betrachtungsreihe aus, aber schon die Beuteltiere halten ihre Embryonen zum wenigsten bis zur Ausgestaltung der allgemeinen äußeren Körperformen in den Geschlechtswegen zurück und lassen sie dann erst in dem oben bereits besprochenen Marsupium ihre Entwicklung vollenden. Eine sonderliche Umformung der Eileiter ist daher bei den Beuteltieren infolge ihrer kurzen Tragzeit nur in relativ geringem Maße festzustellen, ein erweiterter Umfang an der als Uterus dienenden Stelle ist alles (vergl. Fig. 275, S. 288). Ganz anders ist es aber bei den höheren Säugetieren, wo die Jungen ihre gesamte Embryonalentwicklung innerhalb der mütterlichen Geschlechtswege zurücklegen. Wohl können auch da noch Verhältnisse auftreten, welche an die der Beuteltiere leicht anzuschließen sind, wo in die nun freilich stets einheitliche Vagina zwei noch völlig getrennte Ausführwege münden, deren Sonderdifferenzierung sich nur in der Anschwellung der unteren Eileiterabschnitte zu dickwandigen Uterusschläuchen bemerkbar macht (Fig. 617A). Einen solchen Typus, als Uterus duplex bezeichnet, weisen Erdferkel (Orycteropus) und viele Nagetiere auf. Aber jetzt setzt vom hinteren kaudalen Ende her eine Verschmelzung der beiderseitigen Uteri ein, wodurch zunächst ihre Mündungsstelle in die Vagina

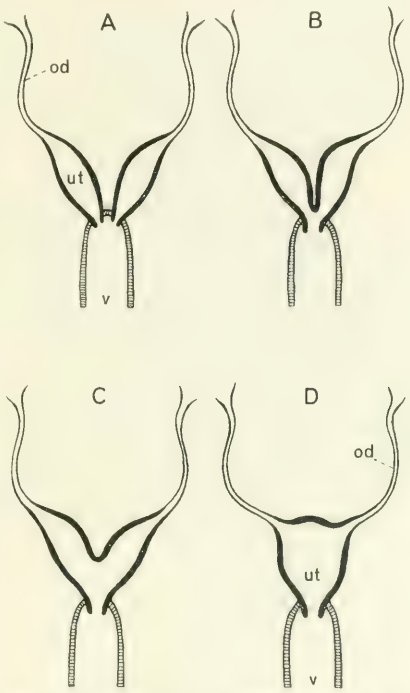


Fig. 617. Schematische Darstellung der verschiedenen Uterusformen der Säugetiere: A Uterus duplex, B Ut. bipartitus, C Ut. bicornis, D Ut. simplex. od Eileiter, ut Uterus, v Vagina.

aus einer zweifachen zu einer einfachen wird. Die Verschmelzung ergreift vorerst nur eine relativ kurze Strecke, so daß die beiden Uterushälften noch wohlgesondert in die äußere Erscheinung treten (Fig. 617 B). Einen solchen Uterus bipartitus treffen wir in seinen Anfängen beim Elefanten an, in voller Ausbildung bei Raubtieren und beim Schwein. Der zweigeteilte Uterus ist nur ein Durchgangsstadium zu dem zweihörnigen, dem Uterus bicornis (Fig. 617 C). Die fortschreitende Verschmelzung hat jetzt einen umfangreicheren unpaaren, in die Vagina mündenden Abschnitt, ein Corpus uteri, entstehen lassen und diesem sitzen zu beiden Seiten die paarig gebliebenen Teile wie zwei förmliche Hörner auf. Das sind die Zustände bei den Insektenfressern, wo sie vielfach noch leicht zu der primitiveren Stufe hinneigen, bei den Huftieren, den Walen und bei den Halbaffen. Und werden endlich die beiderseitigen Uteri in ihrem gesamten Umfange von dem Verschmelzungsprozeß ergriffen, so entsteht als letzte Stufe ein Uterus simplex mit völlig einheitlichem Corpus uteri, also einer völlig einheitlichen Embryonalkammer (Fig. 617 D). Das ist in vollendetem Maße durchgeführt nur bei den Affen und also auch beim Menschen. Es mögen alle diese Umformungen, soweit sie nach Vereinfachung hinstreben, wohl in Zusammenhang stehen mit der Tendenz einer Verringerung der Zahl der Jungen. Am anschaulichsten läßt sich das für die Fledermäuse dartun[95]. Bei den Flughunden (Megachiroptera), wo noch mehrere Junge geworfen werden, treffen wir die verschiedensten Zustände vom doppelten bis zum zweihörnigen Uterus an. Die zunehmende Anwendung des Fluges, seine gesteigerten Leistungen, ließen eine Verminderung der Jungenzahl vorteilhaft, ja vielleicht nötig erscheinen, und so begegnen wir bei den echten Fledermäusen, den Microchiropteren, allen Übergängen von dem zweihörnigen Uterus bis zu einem Uterus simplex, wie er bei den Blattnasen, den Phyllostomatiden, erreicht wird.

Fig. 618. Körperformen eines schwangeren menschlichen Weibes, mit eingetragenen Umrißlinien von Uterus und Embryo. (Kombiniert nach Bumm[96].)

Aber mag die Form des Uterus noch so verschiedenartig sein, im wesentlichen gleich bleibt überall, daß das junge Ei von seiner ersten Entwicklung an in denselben hineingelangt, in ihm unter Ausbildung innigster Beziehungen alle Bedingungen findet, die zur Ausgestaltung des späteren Organismus erforderlich sind, und erst nach der Vollendung dieser Ausgestaltung die Geschlechtswege verläßt.

Durch die Gegenwart der Embryonen erfährt der weibliche Körper der Säugetiere eine gewaltige zeitweilige Belastung, nichts wird das wohl einleuchtender dartun können als ein Blick auf die nebenstehende Figur eines schwangeren menschlichen Weibes. Und diese Belastung vermag nun zuweilen, über den engeren Bereich der Genitalorgane hinausgreifend, auch auf die Gestaltung des übrigen Körpers einen dauernden Einfluß auszuüben. Es gilt das vor allem für das Becken, wenn auf dessen Knochengerüst bei kletternden und aufrecht sich haltenden Formen wie den Primaten in erster Linie die Schwere des trächtigen Uterus ruht. Durchgängig erscheint schon bei den Affen das weibliche Becken gegenüber dem männlichen kürzer und breiter, laden die Darmbeinschaufeln beim Weibchen weiter aus als beim Männchen[97]. Zur höchsten Ausprägung gelangen diese Unterschiede aber dann bei dem aufrecht gehenden Menschen[98], wo das männliche Becken sich durch seine Enge und Höhe, das weibliche sich durch Weite und Kürze auszeichnet (Fig. 619, 620). Alle Teile des Beckens wirken mit, um diese Differenzen zu schaffen. Beim Weibe sind die Darmbeinschaufelnu breiter nd flacher, weniger steil gestellt als beim Manne; das Kreuzbein ist beim Weibe ebenfalls breiter, die Übergangsstelle von Lenden- und Kreuzbeinregion, das sog. Promontorium, springt bei ihm weniger weit vor; die beiderseitigen Sitzbeine sind beim Weibe mehr parallel gestellt, konvergieren dagegen beim Manne; der weibliche Schambeinbogen öffnet sich in größerem Winkel als der männliche, die Schambeinfuge oder -symphyse ist beim Weibe niedriger. Und als Ganzes betrachtet erscheint so der Eingang zu dem eigentlichen, dem sog. kleinen Becken beim Weibe breit und queroval, beim Manne dagegen eng und

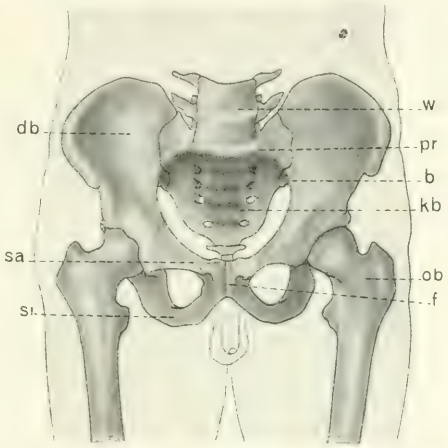


Fig. 619. Männliches menschliches Becken von vorn gesehen. (Nach Kollmann[98].) b Rand des Einganges zum kleinen Becken, db Darmbein, f Schambeinfuge, kb Kreuzbein, ob Oberschenkel, pr Promontorium, sa Schambein, si Sitzbein, w Wirbelsäule.

durch das vorspringende Promontorium fast herzförmig im Umriß. Diese ausgesprochene Weite des weiblichen Beckens ist dann in gleicher Weise bedeutsam für die Aufnahme der im Uterus gelegenen Frucht wie auch für ihren Durchtritt nach außen zur Zeit der Geburt. Diese Weite ist von grundlegendem Einfluß auf die Form des äußeren Körperumrisses, auf sie ist neben reichlicher Fettanhäufung in erster Linie die starke Hüftwölbung des Weibes zurückzuführen, auf sie die größere Entfernung der beiderseitigen Oberschenkelgelenke, woraus dann die nach unten stark konvergierende Stellung der beiden Oberschenkel hervorgeht.

Es zeigen im übrigen andere Säugetiere gelegentlich eine ähnliche Beeinflussung der Gestalt des Beckens, beim Seebären (Callorhinus ursinus) ist das

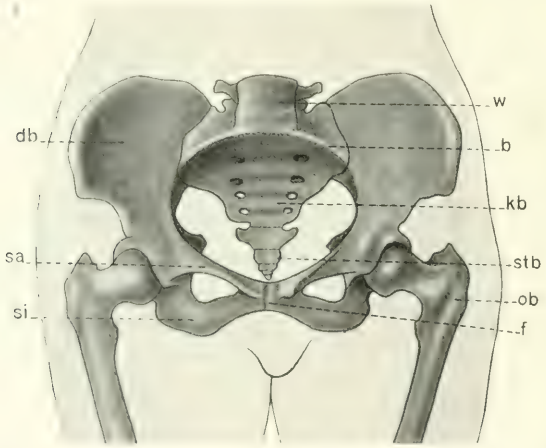


Fig. 620. Weibliches menschliches Becken von vorn gesehen. (Nach Kollmann[98].) Bezeichnungen wie in Fig. 619, stb Steißbein.

Becken der Männchen eng, das der Weibchen breit und vorn zur Erleichterung der Geburt ganz offen[99].

4. Unterstufe. Wir sind der Verlagerung der Brutkammer vom äußeren Scheideneingang bis tief in die Geschlechtswege hinein gefolgt, es kann diese Verschiebung noch einen Schritt weiter nach innen führen, bis zur keimbereitenden Geschlechtsdrüse selbst, bis zum Ovarium. Es ist eine sehr bunt gemischte, ganz zusammenhanglose Gesellschaft von tierischen Organismen, welche den Entstehungsort der Eizellen gleichzeitig auch zum Ort der Befruchtung und der Embryonalentwicklung werden lassen, welche also gewissermaßen eine Ovarialträchtigkeit aufweisen. Unter den Würmern treffen wir einzelne vivipare Formen bei den Schnurwürmern oder Nemertinen an und da vollzieht sich dann — etwa

bei Prosorhochmus claparedi — die Ausbildung des jungen Wurmes unter Ausschaltung jeglicher Metamorphose gänzlich innerhalb der stark aufgetriebenen Ovarien[100]. Unter den Mollusken läßt ein Chiton, der Callistochiton viviparus, seine Jungen bis zur Ausbildung der Schalen in seinem Ovarium heranreifen[101], kann sich bei Patella vulgata die Entwicklung bis zur Schwärmlarve innerhalb der Gonade vollziehen[102]. Unter den Spinnentieren sind es Skorpione, bei welchen sich die Embryonen — wie bei Buthus — vollständig innerhalb follikelartiger Ausbuchtungen der Ovarialwandungen entwickeln können[61].

Verhältnismäßig häufig ist Ovarialträchtigkeit bei den Insekten, auch hier wahllos auftretend innerhalb der allerverschiedensten Ordnungen. Am bekanntesten sind in dieser Hinsicht wohl die Blattläuse[103], von denen vor allem die parthenogenetischen Generationen der Aphiden vivipar sind, ihre Eier unmittelbar in den Eiröhren, in denen sie entstanden sind, auch die ganze Embryonalentwicklung durchmachen lassen. Bei den verwandten Schildläusen[104], da können es dann in einzelnen Fällen (Aspidiotus nerii, Coccus cacti und andere) gerade die zweigeschlechtlichen Formen sein, welche ganz die gleiche Viviparität zeigen. Überall hier werden die noch in den Eiröhren befindlichen Eier an eben dieser Stelle befruchtet, reifen ebenda bis zur vollen Ausbildung der jungen Tiere heran, wobei gleichzeitig dasselbe Muttertier ganz verschieden alte Embryonen enthalten kann, und lösen sich schließlich erst als fertige Tierchen von ihrem primären Entstehungsort los.

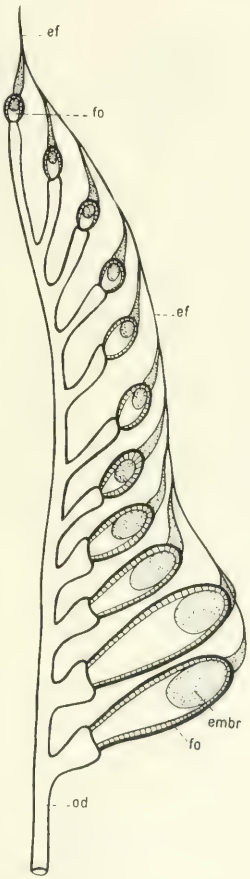


Fig. 621. Ovarium von Hemimerus talpoides. (Nach Heymons[105].) ef Endfäden, embr Embryo, fo Follikelraum, od Eileiter.

Von Insekten wäre hier weiter dann zu nennen ein eigenartiges, auf dem Körper der afrikanischen Hamsterratte (Cricetomys) schmarotzendes Insekt, das verwandtschaftlich dem primitiven Typus der Dermapteren nahesteht, die Gattung Hemimerus[105]. Die Ovarien (Fig. 621) enthalten etwa zehn bis zwölf Eiröhren, die je aus einem zur Befestigung dienenden Endfaden, aus einer von jungen Ei- und Nährzellen erfüllten Endkammer und aus einem Follikelraum bestehen, dazu vermittels eines kurzen stielförmigen Ganges in regelmäßigen Abständen in den Eileiter münden. Eine reife Eizelle gelangt zunächst in den

gegen Endkammer wie Ausführgang sich völlig abschließenden Follikelraum hinein, beginnt hier mit ihrer Embryonalentwicklung und vollendet dieselbe in inniger Beziehung zur Follikelwand ganz und gar, wobei in den hintersten Eiröhren stets die reifsten Embryonen sich finden. Das fertige junge Tier bricht dann schließlich nach dem Ausführgang durch und gleitet die Eileiter entlang nach außen, jetzt bereits nahezu ein Drittel der Körperlänge des Muttertieres aufweisend.

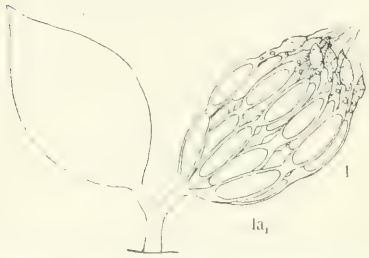


Fig. 622. Weibliche Geschlechtsorgane von Chrysomela hyperici. (Nach Holmgren[49].) $la_{1, 2}$ Larven.

Es dienen die Eiröhren selbst ganz unmittelbar zur Aufnahme der Embryonen ferner bei einzelnen viviparen Käfern aus der Familie der Chrysomeliden[106], bei manchen Chrysomela- und Orina-Arten. Die Ovarien von Chrysomela hyperici (Fig. 622) bestehen aus je zehn Eiröhren, die in paarige Eileiter überführen. Jede Eiröhre bringt gleichzeitig nur zwei Eier zur Reife, dieselben lagern sich im distalen Abschnitt der Eiröhren hintereinander, werden hier befruchtet und vollenden hier ihre ganze Embryonalentwicklung bis zur jungen Käferlarve. Über die entsprechenden Verhältnisse bei einigen anderen viviparen Käfern, bei den termitophilen Staphyliniden Corotoca und Spirachtha, wissen wir nicht mehr, als daß sie in ihren stark aufgetriebenen Hinterleibern Embryonen enthalten[107]. Genaueres ist dagegen wieder von viviparen Eintagsfliegen, im besonderen von Chloëon dipterum, bekannt[108]. Hier dienen nicht die Eiröhren selbst als Brutkammer, sondern dazu ist ausersehen ein längsverlaufender Binnenraum, welcher jedes Ovarium als sog. Calyx durchzieht und an seiner dorsalen Wand angeheftet die nach Hunderten zählenden Eiröhren trägt (Fig. 623A). Jede Eiröhre produziert nur ein einziges Ei, dasselbe tritt in den Calyx über, während die Endkammerreste als Nährmaterial allmählich zerfallen.

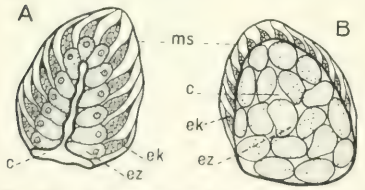


Fig. 623. Querschnitte durch die Ovarialschläuche von Chloëon dipterum: A einer Nymphe, B eines erwachsenen Weibchens. (Nach Brehmer[108].) c Calyx, ek Endkammer, ez Eizellen, ms mesodermale Ovarialhülle.

Im Calyx häufen sich die Eizellen in Massen an, treiben ihn auf zu einem prall gefüllten Sack (Fig. 623B) und verlassen ihn erst, nachdem sie sich vollständig zur jungen Larve ausgebildet haben. Diese Entwicklung vollzieht sich in etwa zehn bis vierzehn Tagen, während dieser ganzen Zeit verweilt das Weibchen untätig und ohne Nahrungsaufnahme an einem geschützten Ort, den es unmittelbar nach der Begattung aufsucht und erst wieder verläßt, um die jungen Larven ins Wasser abzusetzen und dann zu sterben.

Ovarialträchtigkeit tritt endlich auf bei Wirbeltieren, bei einzelnen Familien von Knochenfischen. Am bekanntesten in dieser Hinsicht dürfte wohl die Aalmutter, Zoarces viviparus, sein[109]. Innerhalb des Ovariums vollzieht sich die ganze Entwicklung. Die wachsenden Embryonen sprengen die Eischalen, von denen sie zunächst noch umschlossen sind, liegen dann frei im Binnenraum des Ovariums und dehnen dieses schließlich, wenn sie sein Inneres zu Hunderten als junge Fischchen erfüllen, zu einem mächtigen, von dünnen durchscheinenden Wänden umschlossenen Sack aus. Verwandte, der gleichen Familie der Zoarciden nahestehende Typen zeigen ähnliches: die höhlenbewohnenden Blindfische Kubas, Lucifuga und Stygicola, bringen ihre wenigen Jungen gleichfalls innerhalb der Ovarien zur vollen Ausbildung[110], dasselbe gilt von einem Tiefseefisch, dem Saccogaster maculata[111]. Zahlreiche in diesem Zusammenhang zu nennende Beispiele liefern die als exotische Zierfische neuerdings sehr beliebt gewordenen Cyprinodontiden[112], in Gattungen wie Girardinus, Poecilia, Mollienisia, Characodon, Anableps. Die beiderseitigen Ovarien sind zu einem unpaaren geräumigen Ovarialsack verschmolzen, der die hinteren zwei Drittel der Leibeshöhle ziemlich vollständig einnimmt, zumal wenn er von Eiern und Embryonen prall gefüllt ist (Fig. 624). Die Befruchtung der Eier und die Ausbildung der Embryonen erfolgt ganz unmittelbar in den Follikeln der Eierstockswandung; sind die Embryonen reif geworden, so werden sie, eingeschlossen und zusammengerollt in eine zarte Eimembran, in das Ovariallumen ausgestoßen, gelangen von da in die Eileiter, sprengen ihre letzten behindernden Hüllen und treten als junge Fischchen aus der sich dehnenden Genitalpapille aus. Ovarialträchtige vivipare Knochenfische sind ferner die amerikanischen Strandfische aus der Familie der Embiotociden[113]; Scheidewände zerlegen bei Cymatogaster aggregatus das Innere des Ovarialsackes in eine Anzahl von Nischen, die zur Aufnahme der Embryonen dienen. Ovarialträchtig sind zahlreiche Scorpaeniden[114] und endlich die Comephoriden[115], in deren Ovarien gleichfalls durch Scheidewände besondere Embryonalkammern hergestellt werden.

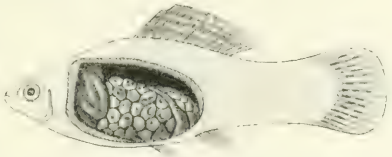


Fig. 624. Weibchen von Mollienisia latipinna, im Inneren der geöffneten Bauchhöhle das von Embryonen erfüllte Ovarium zeigend. (Nach Garman[112].)

Doch es wird nun an der Zeit sein, etwas näher auch auf die physiologischen Verhältnisse einzugehen, unter welche die Brut im Inneren der mütterlichen Geschlechtswege gesetzt ist. Daß sie besonderen Schutz in denkbar höchstem Maße genießt, ist ja ohne weiteres verständlich, ihr Schicksal ist in allem durchaus an das Wohl und Wehe des Muttertieres geknüpft. Weiter brauchen auch hier zunächst die Vorteile nicht zu gehen, welche die Brut aus der innigen Verbindung mit der Mutter gewinnt. Es genügen beispielsweise hinsichtlich der Ernährung bei vielen lebendig gebärenden Fliegen vollauf die der Eizelle von vornherein

mitgegebenen Dottermengen, um den Stoffwechselhaushalt des werdenden Embryos zu bestreiten, dasselbe ist der Fall bei manchen viviparen Haifischen, wie etwa bei Acanthias vulgaris, ähnliches mag für manche vivipare Eidechsen gelten. Häufiger ist es freilich, daß besondere Nährstoffe dargeboten werden. Zunächst in Form von Abortiveiern, welche, wie es wohl gelegentlich auch bei frei abgelegten Eiern*) vorkommt, gewissermaßen die Rolle von Nährzellen übernehmen. Das können wir beobachten bei lebendig gebärenden Salamandern[118]: bei Salamandra atra treten jederseits zunächst nicht weniger als vierzig bis sechzig Eier in den Eileiter über, aber nur eines oder, in seltenen Ausnahmen, einige wenige derselben entwickeln sich wirklich zu Embryonen, die übrigen fließen zu einem einheitlichen Dotterbrei zusammen, der jenen zur Nahrung dient. In einer Vorstufe ist das schon angedeutet bei Salamandra maculosa, wo in der Regel eine große Zahl junger Larven geboren wird, gelegentlich aber unter natürlichen oder künstlich geschaffenen ungünstigen äußeren Verhältnissen ein Teil der Geschwistereier zum Unterhalt der übrigen verbraucht wird, womit dann natürlich auch die Zahl der abgesetzten Jungen eine Einbuße erleidet. Ganz ähnlich wie bei Salamandra atra liegen die Verhältnisse beim Grottenolm, Proteus anguineus, im Falle seiner Viviparität, auch da kommt dann in jedem Eileiter nur ein einziger Embryo zur Entwicklung und wird diesem in dem Dotter zerfallender Eizellen eine besondere Nährmasse dargeboten[119]. Und ähnliches finden wir endlich bei einem viviparen Haifisch, bei der Lamna cornubica[120]. Auch da liegen in jedem Uterus nur ganz wenige Embryonen, frei in einer wasserklaren Flüssigkeit schwimmend, mit ihnen vergesellschaftet sind zahlreiche, von einer besonderen Kapsel umschlossene Eihaufen, die nicht zur Entwicklung gelangen, vielmehr als Futter jener Embryonen im wahrsten Sinne des Wortes dienen. Sie werden nämlich von den Embryonen direkt verschluckt, erfüllen deren Schlund und deren bruchsackartig vorgebuchteten, ungeheuer ausgedehnten Magen in dichten Massen. Also ein ganz ähnliches Schauspiel, wie es sich in den Eikapseln der in der Anmerkung genannten Meeresschnecke Fasciolaria abspielt.

Bei den nämlichen Haifischen kann sich aber nun fernerhin an Stelle dieser einmalig vom Mutterorganismus in Form abgestoßener Abortiveier gebotenen Nahrung dem Embryo eine ständig fließende Nährquelle erschließen, durch dauernde Sezernierung einer Nährflüssigkeit, einer Embryotrophe, von seiten der Uteruswände[121]. Diese Nährflüssigkeit stellt zunächst eine klare eiweißhaltige Lösung dar, erfährt aber dann durch die Beimischung schleimhaltiger Sekrete sowie abgestoßener Leukozyten und Wandepithelien eine beträchtliche Eindickung und nimmt schließlich — und das besonders bei Rochen der Gattungen

*) Erinnert sei an den Fall der prosobranchiaten Süßwasserschnecke Neritina fluviatilis[116], in deren Eikapseln von siebzig bis neunzig Eiern stets nur ein einziges zur Entwicklung kommt, die übrigen aber als Nährmaterial jenes einen Embryos dienen. Oder man denke an das noch auffälligere Verhalten der Fasciolaria tulipa[117], einer prosobranchiaten Meeresschnecke, in deren abgelegten Eikapseln zwar mehrere Tausend Eier enthalten sind, wo unter diesen aber nur ganz wenige befruchtet sind und sich zu Larven entwickeln, die Mehrzahl unbefruchtet geblieben ist und als Futter dient für jene, die sie in großen Massen verschlucken.

Torpedo, Trygon, Myliobatis — durch das massenhafte Hinzutreten von Fetttropfen ein förmlich milchartiges Aussehen an. Das alles wird geliefert von den Uteruswänden, die bei den einen, wie bei Squatina angelus und Heptanchus cinereus, ein völlig glattes Aussehen bewahren können, dann aber, so etwa bei Centrophorus und Scymnus, sich mit Papillen bedecken und schließlich — das wieder besonders bei Rochen — sich auf der Innenseite mit einem System mächtiger drüsen- und blutgefäßreicher Zotten, sog. Trophonemata, überziehen, welche die beschriebene Uterinmilch sezernieren. Die Embryonen schwimmen förmlich in dieser Nährlösung, werden von allen Seiten her von ihr umspült und vollziehen die Resorption teils unter osmotischen Vorgängen durch Körperhaut, Dottersack und vor allem die zartwandigen gefäßreichen Kiemen hindurch, teils durch direkte Aufnahme in den Darmtraktus. Und für diese letztere Form der Aufnahme haben bei einigen Rochen besondere Zugangspforten erhöhte Bedeutung gewonnen, nämlich die weit geöffneten Spritzlöcher oder Spiracula. Das gilt für Trygon-Arten, das gilt vor allem für Pteroplataea micrura, wo die Trophonemata der Uteruswand gegenüber den Spritzlöchern des Embryos zu mächtigen Bündeln langer drüsenreicher Zotten auswachsen, in die Spritzlöcher eindringen und durch dieselben hindurch ihre Sekrete direkt in den Schlund ergießen. Es handelt sich hier also um ein recht eigenartiges direktes Einflößen uteriner Embryotrophe.

Eine große Rolle spielt eine ebensolche Embryotrophe bei der intrauterinen Ernährung der Säugetierembryonen. Zunächst bei Beuteltieren[122], wo etwa beim Opossum (Didelphys virginiana) die Uterushöhle zur Tragzeit erfüllt ist von einer lymphartigen Lösung, bestehend aus Drüsensekreten, Blut- und Lymphflüssigkeiten, abgesondert von den namentlich zu dieser Zeit überaus drüsen- und gefäßreichen Uteruswänden. Das Ganze bleibt bei den Beuteltieren aber immerhin auf einer relativ niederen Stufe der Ausbildung und Wirksamkeit stehen, da die Jungen ja zumeist in einem noch unfertigen Zustand schon nach wenigen Wochen oder gar Tagen geboren werden. Anders ist es bei den höheren Säugetieren[123] mit ihrer langen Tragzeit, da gewinnt diese Embryotrophe eine überaus große Bedeutung, insbesondere bei den Formen, welche eine weniger hohe Stufe der Plazentation erreicht haben, bei den sog. Adeciduaten (vergl. weiter unten S. 630), also vor allem bei den Huftieren. Da erscheint bei eintretender Trächtigkeit die Uteruswand überreich von stark erweiterten Blut- und Lymphgefäßen erfüllt, da sind die Uterindrüsen enorm vergrößert, ist die ganze Schleimhaut von Fett und Leukozyten völlig durchsetzt, förmlich infiltriert. Und alles das drängt in das freie Lumen des Uterus hinein, es mischen sich den Sekreten der Drüsen auswandernde und dann zerfallende Leukozyten, Zerfallsprodukte von Erythrozyten, Fetttropfen, abgestoßene mütterliche Gewebselemente verschiedener Art bei, es entsteht eine weißlich oder gelblich aussehende, der Milch nicht unähnliche Flüssigkeit, die man eben daher auch als Uterinmilch bezeichnet. Für sie charakteristisch sind im besonderen noch als feste Bestandteile die in ungeheuren Massen auftretenden sog. Uterinstäbchen, über deren morphologische und physiologische Bedeutung man noch im unklaren ist. Bei

den deciduaten Säugetieren (vergl. S. 630) mag diese Embryotrophe wohl an Bedeutung etwas mehr zurücktreten, vorhanden ist sie aber auch hier und hier dann noch besonders, wie namentlich bei den Raubtieren, ausgezeichnet durch die Beimischung umfangreicher Blutergüsse und damit entsprechend zahlreicher Erythrozyten. Die Verwendung der Embryotrophe ist überall die gleiche, als reines Produkt der Uterusschleimhaut wird sie von dem Embryo, den sie rings umspült, aufgenommen durch die embryonalen Fruchthüllen, besonders also durch die Wände des Chorions. Letztere können sogar zuweilen, so bei Beuteltieren, an einzelnen Stellen für diese Aufgabe eigens vorbereitet werden durch das Auftreten enorm vergrößerter resorbierender Nährzellen.

Handelt es sich um Ovarialträchtigkeit, so wird eine ebensolche Embryotrophe geliefert von den Wänden des Ovariums. Das können wir beobachten bei manchen viviparen Knochenfischen. Die Ovarialwand der trächtigen Aalmutter, Zoarces viviparus[109], wird hochgradig hyperämisch, quillt durch Infiltrationen stark auf, läßt durch das platzende Epithel hindurch zellige Bestandteile in die Ovarialflüssigkeit übertreten, ja zerfällt förmlich in einzelnen Wandbezirken. Und so erfüllt das Innere des Ovariums schließlich ein lymphoides Transsudat mit Einschlüssen von Fett, Glykogen, Leukozyten, Erythrozyten, Bindegewebs- und Epithelelementen, umspült als solches die frei im Ovarium gelegenen Embryonen. Bei Anableps[121] ist eine ähnliche embryotrophe Ovarialflüssigkeit nachzuweisen und ebenso bei Cymatogaster aggregatus[125], wo zudem noch Reste überschüssiger Spermatozoen den Nährgehalt erhöhen. Die Aufnahme der Nährstoffe von seiten des Embryos erfolgt vorzugsweise auf dem einfachsten Wege durch die Mundöffnung, bei Cymatogaster wirkt dabei die erste Kiemenspalte mit, spielen dabei ferner eine gewisse Rolle, insbesondere auf jüngeren Stadien, osmotische Vorgänge an der Körperoberfläche des Embryos, bei Anableps hat sich gar dafür ein besonderes Resorptionsorgan ausgebildet, in Form einer sackartigen, von einem System langgestreckter Papillen bedeckten Vorwölbung auf der Ventralseite des Embryonalkörpers.

Bei wirbellosen Tieren treffen wir entsprechende Erscheinungen nur ganz vereinzelt an. Da wären zunächst die viviparen Onychophoren zu nennen, bei denen die Eileiter in der Umgebung der einzelnen Embryonen eine ringförmige drüsige Verdickung ihrer Wand aufweisen und flüssige Sekretstoffe abscheiden, die zur Ernährung jener dienen, worüber weiter unten (S. 632) in etwas anderem Zusammenhange noch mehr zu sagen sein wird. Da tritt ferner bei gewissen viviparen Dipteren gar ein besonderer komplizierter Drüsenapparat zur Produktion uteriner Nährstoffe in Tätigkeit. Wir haben oben (S. 604) bereits die vaginale Brutpflege der Tsetsefliege (Glossina palpalis) kennen gelernt, sie umfaßt die gesamte Embryonal- und Larvenentwicklung, hat also die gesamte Ernährung der wachsenden Brut zu gewährleisten und tut dies mit Hilfe zweier Nährdrüsen, die als vielfach verzweigte tubulöse Drüsen die Dorsalfläche der aufgetriebenen Vagina umspannen (Fig. 608). Die Drüsen produzieren ein milchartiges, reichlich Fettkügelchen enthaltendes Sekret[52], ihr gemeinsamer Ausführgang liegt am inneren Ende der Vagina auf einer in deren Innenraum vorspringen-

den Papille (Fig. 625). Dieser Papille begegnet die Mundöffnung der Larve, so daß ein förmliches Einflößen der Nährflüssigkeit statthaben kann, die denn

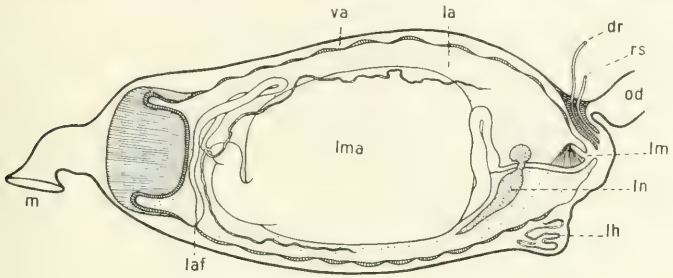


Fig. 625. Sagittaler Medianschnitt durch die trächtige Vagina einer weiblichen Glossina palpalis. (Nach ROUBAUD[52].) dr Ausführgang der Nährdrüsen, la Larvenkörper, laf Larvenafter, lh abgestoßene Larvenhaut, lm Larvenmund, lma Larvenmagen, ln Larvennervensystem, m Vaginalmündung, od Eileiter, rs Mündungsgang des Receptaculums, va Vagina.

auch in Massen im Magen der Larve anzutreffen ist und als Vorrat mit in das Puppenstadium hinüber genommen wird. Und ganz ebenso liegen die Verhältnisse bei den Pupiparen[53], auch hier ergießen in die brutumschließende Vagina zwei vielfach verzweigte mächtige Nährdrüsen (Fig. 626) eine milchartige Flüssigkeit, welche den gesamten Nährstoffwechsel der Larve bestreitet. Letztere erscheint mit einem komplizierten Saugapparat völlig in diese Nährmassen eingetaucht.

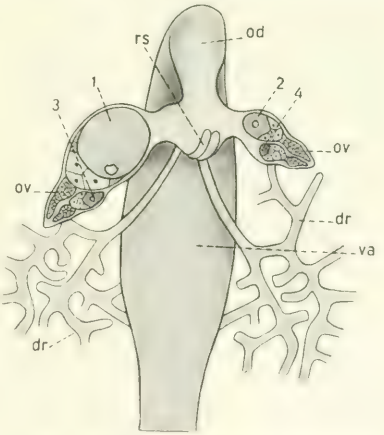


Fig. 626. Weiblicher Genitaltraktus eines noch nicht trächtigen Weibchens von Melophagus ovinus. (Nach PRATT[53].) dr Nährdrüsen, od Eileiter, ov Ovarien, rs Receptaculum seminis, va Vagina, 1–4 vier Eier der Ovarialschläuche in der Reihenfolge ihrer Reife.

Die engen Raumbeziehungen, wie sie durch den Aufenthalt der Embryonen in den mütterlichen Geschlechtswegen von vornherein gegeben sind, die physiologischen Beziehungen, wie sie durch die Darreichung mütterlicher Nährsäfte geschaffen werden, sie bleiben nicht ohne gestaltenden Einfluß auf die Morphologie der sich berührenden Körperteile. Einflüsse dieser Art haben wir in der drüsigen Umbildung mütterlicher Gewebe schon tätig gesehen, solche können auch auf den Embryonalkörper übertreten und hier dann besondere Resorptionsorgane schaffen. Auch niedere Stufen der Brutpflege können

sie schon zur Entfaltung bringen. So beispielsweise bei einigen antarktischen Seesternen der Gattung Asterias[126], wo die Jungen auf der Mundscheibe des Muttertieres in dichten Massen angehäuft sich finden (Fig. 627 A) und hier mit dem Mutterkörper unter Vermittelung eines langen Stieles eine besonders innige Verbindung eingehen. Dieser Stiel, äußerlich von einem hohen Epithel umschlossen, im Inneren von lockerem Bindegewebe erfüllt, morphologisch wohl ein Äquivalent larvaler Brachiolariaarme, sitzt mit einem Ende der Scheibe des jungen Seesterns in einem Interradius auf (Fig. 627B), verschmilzt mit seinem anderen Ende unter trichterförmiger Erweiterung mit der vorgestülpten Magenwand der Mutter und dient ganz offenbar zur Überleitung der Nährsäfte. Ähnliches scheint sich noch bei einem zweiten Echinodermen herausgebildet zu haben, bei einer Holothurie (Thyonepsolus nutriens)[127], deren in die mütterliche Rückenhaut eingebettete Jungen ähnliche von ihrem hinteren Körperende ausgehende Stiele tief in die Haut des Muttertieres einsenken. Bei der Wabenkröte, Pipa americana, hat wohl der stark entwickelte larvale Ruderschwanz, der eigenartigerweise trotz der umschließenden Brutwabe nichts von seinem Umfang eingebüßt hat, die physiologische Rolle eines embryonalen Resorptionsorganes übernommen[128], und bei dem Beutelfrosch (Nototrema) tragen die in der dorsalen Bruttasche geborgenen Larven auf ihren beiden vorderen Kiemenbögen lange zarte, in umfangreiche Hautverbreiterungen ausgehende Fäden, die allerdings wohl in erster Linie der Aufnahme des Sauerstoffs bei der Atmung dienen[129].

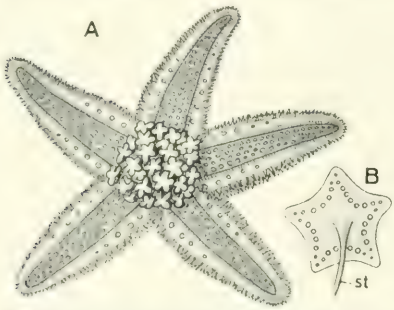


Fig. 627. Brutpflege bei Asterias antarctica: A Seestern mit Jungen von der Unterseite, B junger Seestern isoliert. (A nach Perrier[126], B nach Philippi [126].) st embryonaler Verbindungsstiel.

Bedeutungsvoller werden derartige Bildungen, wenn sie Beziehungen zwischen Embryonalkörper und mütterlichem Genitalorgan knüpfen. Wir erfuhren eben erst, wie bei Haien Dottersack und Kiemenfäden an der Resorption der uterinen Nährlösungen sich beteiligen, wie bei Anableps ein besonderes von Papillen überzogenes Resorptionsorgan auf der Bauchseite sich herausgebildet hat. Vivipare Salamander führen einen Schritt weiter[130]. Da schmiegen sich auf späteren Entwicklungsstadien, nachdem der Dotterbrei der Abortiveier aufgezehrt ist, die feinen Verästelungen der embryonalen äußeren Kiemen dicht der gefäßreichen stark verdünnten Uteruswand an und entnehmen derselben unmittelbar die notwendigen Elemente der Ernährung und Atmung. Dem gleichzustellen ist, wenn bei dem oben besprochenen ovarialträchtigen Knochenfisch Cymatogaster aggregatus die jungen Fischchen ihre stark ausgebildeten, überaus gefäßreichen Flossen der blutdurchtränkten Ovarialwand anlegen, um ihr die sauerstoffreichen Nährlösungen zu entziehen[125]. Diese unmittelbare Entnahme

von Stoffen bedeutet etwas Neues. Es werden jetzt nicht mehr von den Wandungen der mütterlichen Geschlechtswege die Nährstoffe zunächst in deren Binnenraum abgeschieden und dann erst von dem Embryo aufgenommen, sondern es findet unter Vermittelung osmotischer Vorgänge eine direkte Überleitung der Stoffe von mütterlichem zu embryonalem Körper statt*). Und dies Verfahren vervollkommnet sich weiterhin dadurch, daß besondere embryonale Aufnahmeorgane entstehen, die mit besonderen Abgabeorganen der mütterlichen Geschlechtswege in direkte Verbindung treten, daß sich das herausbildet, was man als Plazentabildungen zu bezeichnen pflegt.

Verschiedenartige Bestandteile des Embryonalkörpers können hierzu verwendet werden. Bei einigen viviparen Haifischen ist es der Dottersack[132]. Mit ihm heftet sich der Embryo von Mustelus laevis auf einer späteren Entwicklungsperiode fest der Uteruswand an unter Vermittelung zahlreicher Falten und Runzeln, die auf der Außenfläche des Dottersackes auftreten und in entsprechende Vertiefungen des Uterus eingreifen (Fig. 628). An der Ansatzstelle bildet sich ein platter rundlicher Körper aus, eben eine Plazenta, die infolge der reichen Gefäßversorgung ihrer beiden Komponenten von dunkelroter Farbe erscheint. Beide Bestandteile, Fötal- und Uterinplazenta, sind so innig verbunden, daß sie nur mit einiger Gewalt sich voneinander lösen lassen. Doch ist eine solche Lösung möglich, ja die feine homogene Eischale, welche als weite, der Uteruswand anliegende Kapsel den ganzen Embryo umschließt, tritt auch zwischen den beiden Plazenten

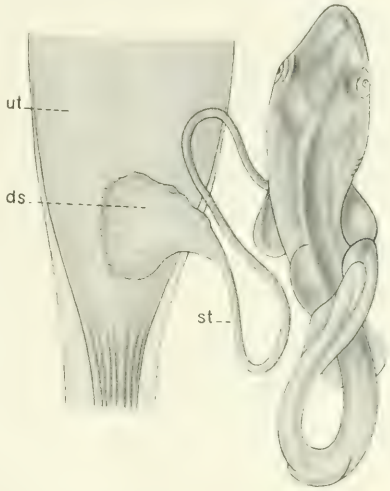


Fig. 628. Embryo von Mustelus laevis in seiner Verbindung mit der mütterlichen Uteruswand. (Nach Müller[132].) ds Dottersackplazenta, st Dottersackstiel, ut Uteruswand.

*) Wiederum lassen sich übrigens solche Erscheinungen auch auf niederen Stufen der Brutpflege gelegentlich feststellen. So bei der Brutpflege des Nasenfrosches Rhinoderma darwini[131], wo die in dem mächtig ausgedehnten Kehlsack des Vaters sich entwickelnden Jungen (vergl. S. 576) sich mit ihrer Rückenfläche dicht der Kehlsackwandung anlegen, ja förmlich mit derselben verkleben. Die Kehlsackwände sind zu diesem Zeitpunkt derart blutreich, daß die Gefäße stellenweise das auskleidende Epithel völlig zurückdrängen, so ziemlich unmittelbar mit dem Binnenraum des Brutsackes in Berührung kommen und damit zugleich mit der angeschmiegten Rückenwand der Embryonen. Letztere hat ihrerseits ein synzyticnartiges Aussehen angenommen und damit sind die denkbar günstigsten histologischen Vorbedingungen geschaffen für die osmotische Übernahme von Nährsubstanzen und von Sauerstoff aus den elterlichen Blutgefäßen.

auf, alle Falten und Erhebungen zwischen ihnen überziehend. Ein langer dünner, mehrfach geschlungener Dottersackstiel verbindet den Embryo mit der Plazenta und führt ihm die aufgenommenen Nährstoffe zu. Wenn auch nicht allzuhäufig, vereinzelt finden sich ähnliche Erscheinungen immerhin auch noch bei einigen anderen Haifischen, bei den Carcharias-Arten und bei Zygaena blochii, die beide einen ganz ähnlichen Typus der Dottersackplazenta ausgebildet haben.

Die gleiche Bildung wiederholt sich dann noch einmal bei einem höheren Wirbeltier, bei einer viviparen Eidechse, bei dem Gongylus ocellatus[88]. Auf vorgeschrittenem Stadium der Trächtigkeit tritt im unteren Teil der Brutkammer die Schleimhaut des Eileiters dadurch in engere Beziehungen zu dem Embryo, daß ihr Epithel sich unter Ausbildung großer vakuolisierter Zellen in niedere Falten legt und daß in diese Falten sich dann die Dottersackwand in entsprechendem gegensätzlichem Relief einfügt. Beide Flächen liegen aber nicht so fest aufeinander, daß nicht zwischen ihnen Raum für eine Nährmasse bliebe, die zum größeren Teil aus sich auflösenden Gewebselementen der Uterusschleimhaut hervorgeht und die von dem hochzylindrischen Resorptionsepithel der Dottersackfalten aufgenommen wird. Es ist mithin wiederum in Tätigkeit eine aus mütterlichem und fötalem Anteil bestehende Dottersackplazenta.

Aber neben dieser Dottersackplazenta bereitet sich bei dem gleichen Gongylus ocellatus noch eine zweite plazentaartige Bildung vor. Im oberen Abschnitt der gleichen Brutkammer entwickelt die auskleidende Schleimhaut ein überaus enges Netzwerk von Gefäßkapillaren, die unmittelbar unter dem stark abgeplatteten Wandepithel gelegen sind. Und diesem letzteren schmiegen sich jetzt dicht an die den eigentlichen Embryonalkörper einschließenden Embryonalhüllen, Serosa und Allantois, die als einheitliches Allantochorion gleichfalls großen Reichtum an Gefäßen aufweisen. Nur ganz zarte Zellenhäutchen trennen an der Berührungsstelle die beiderseitigen Capillaren voneinander, ein Stoffaustausch, zumal der Atmung, kann also ohne Schwierigkeiten stattfinden. In ersten Anfängen macht sich die Anbahnung solcher Beziehungen zwischen Uteruswand und Embryonalhüllen allein durch etwas größeren Gefäßreichtum dieser Teile bemerkbar, so bei der Blindschleiche und bei einigen Schlangen, ihre Ausbildung erfährt eine sehr bedeutsame Steigerung bei einer anderen Eidechse, bei der Seps chalcides[90]. Die Dottersackplazenta tritt hier sehr bedeutend zurück, sie wird ersetzt durch die nun voll ausgebildete Plazenta im Bereiche des Allantochorions. Auf einem umfangreichen elliptisch gestalteten Bezirk des letzteren erheben sich zahlreiche zotten- oder papillenartige, blutdurchtränkte und von hohen Zylinderzellen überzogene Falten; ihnen entsprechen aufs genaueste Vorsprünge und Vertiefungen des angrenzenden Eileiterabschnittes (Fig. 629), dessen Epithel sich zudem durch seinen besonderen Drüsenreichtum auszeichnet. Und wie bei Gongylus ocellatus sich eine besondere Nährmasse zwischen den beiden Schichten der Dottersackplazenta anhäufte, so nun auch hier zwischen Allantochorion und Uteruswand. Was dort die Dottersackplazenta leistete, das leistet nun hier die Allantochorionplazenta.

Eine ähnliche Stufenfolge plazentaler Bildungen durchlaufen die Säugetiere, und zwar im Bereiche der Ordnung der Beuteltiere[133]. Zumeist liegen da, wie wir früher schon erfuhren, die Embryonen frei im Uteruslumen, eingebettet in die ernährende Embryotrophe, aber vereinzelt machen sich daneben schon Bestrebungen geltend, die Beziehungen zwischen Mutter und Embryo fester zu knüpfen. Bei Phascolarctus cinereus und Halmaturus ruficollis senden vergrößerte Wandzellen der embryonalen Fruchtblase im Bereiche der den Dottersack umschließenden Zone amöboide Fortsätze aus, die zwischen die Epithelzellen der Uteruswand eindringen. Enger werden die Beziehungen bei Dasyurus viverrinus. Da tritt wieder der Dottersack als solcher in Wirksamkeit, er legt sich dicht dem Chorion an, entwickelt auf seiner Oberfläche ein mächtiges Gefäßnetz, gewinnt innigste Berührung mit der enorm gefäß- und drüsenreichen Uteruswand, kurz führt zur Bildung einer Dottersackplazenta oder, da der Dottersack ja hier zur Nabelblase reduziert ist, zu einer omphaloiden Plazenta. Und bei Perameles endlich geht die Plazentabildung wiederum gänzlich auf die eigentlichen Embryonalhüllen über. Die Uterusschleimhaut erfährt zunächst starke Umbildungen. Sie gewinnt ein hypertrophisches Aussehen durch die stark an Umfang zunehmenden Uterindrüsen und Blutgefäße, ihr Epithel wandelt sich in ein Synzytium um. Diesem Synzytium legt sich zunächst das Ektoderm des Chorions dicht auf, fügen sich aber später bei der nachfolgenden Auflösung des Chorionektoderms die Allantoisgefäße unmittelbar an, sind letztere somit jetzt nur noch durch die dünne Synzytialschicht von den mütterlichen Gefäßkapillaren geschieden, können also leicht nun die Stoffübernahme durchführen. Man hat hier wohl von einer allantoiden Plazenta gesprochen.

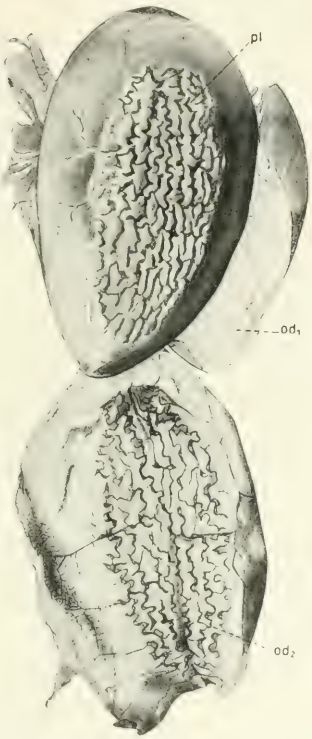


Fig. 629. Embryonalkapsel von Seps chalcides, herausgelöst aus den umschließenden Oviduktwandungen. (Nach Giacomini[60].) od_1 normale unveränderte Eileiterwandung, od_2 zur mütterlichen Plazenta umgebildeter Teil derselben, pl Fötalplazenta.

Und damit stehen wir nun vor den höheren Säugetieren, welche ja stets eine typische Plazenta entwickeln, und zwar eine Allantochorion-Plazenta[134]. Den mütterlichen Anteil liefert ein mehr oder weniger stark modifizierter Ab-

schnitt der Uterusschleimhaut, den fötalen liefern die Embryonalhüllen, und zwar Serosa und Allantois. Die Serosa, aus einem ektodermalen Epithel und einem mesodermalen lockeren Bindegewebe bestehend, bildet auf ihrer Oberfläche zottenartige Fortsätze aus und wird so zur Zottenhaut oder zum Chorion; die Allantois geht mit jener eine innige Verwachsung ein und liefert vorzugsweise die Blutgefäße, es entsteht aus dieser Verwachsung eben das Allantochorion. Die Veränderungen der mütterlichen Schleimhaut betreffen das Uterusepithel, welches bald intakt bleibt, bald hypertrophisch wird, zu Synzytien zusammenfließt oder gar zugrunde geht; sie betreffen den Ausbildungsgrad der Uterindrüsen, des Bindegewebes, der Gefäße, welche bald ein Kapillarnetz bilden, bald weite Bluträume entwickeln, bald gar eine Auflösung erfahren und dann das benachbarte Gewebe mit Extravasaten durchtränken. Veränderungen des Allantochorions können am Chorionepithel zu ähnlichen Umgestaltungen führen wie am Uterusepithel; wohl bleibt es vielfach erhalten, dann aber können in ihm mächtige Wucherungen auftreten, seine Elemente können sich wiederum zu Synzytien zusammenschließen.

Nicht alle Teile von Uterus und Embryonalhüllen werden gleichmäßig von diesen Umbildungen ergriffen und damit in die Plazentabildung eingezogen. Seit altersher pflegt man vier Typen zu unterscheiden. Bei einem ersten Typus ist das Chorion ziemlich allseitig von Zotten besetzt, die in Vertiefungen der Uterusschleimhaut eingreifen: bei der Placenta diffusa, wie sie etwa die Schweine, die Pferde, die Kamele aufweisen. Es können ferner die Zotten gruppenweise nur an einzelnen Stellen der Chorionoberfläche, dann allerdings in beträchtlicher Größe auftreten, es bilden sich sog. Kotyledonen heraus, die in enger Verbindung mit entsprechenden Einsenkungen, sog. Karunkeln der Uteruswand stehen: bei der Placenta multiplex der Wiederkäuer. Es ordnen sich bei einem dritten Typus die Zotten gürtelförmig um die Mitte der langgestreckten Chorionblase an und gewinnen dann natürlich auch in einem entsprechend gestalteten Bezirk ihre Beziehungen zur Uteruswand: bei der Placenta zonaria der Raubtiere, des Elefanten. Es nehmen endlich die Zotten einen scheibenförmigen Bezirk der Chorionblase für sich in Anspruch und berühren einen ebensolchen Abschnitt der inneren Uteruswand: bei der Placenta discoidalis der Insektenfresser, der Nagetiere (Fig. 630), der Fledermäuse, der Affen und des Menschen.

Die Verbindung von mütterlichen und fötalen Teilen weist verschiedene Stärkegrade auf. Sie kann so locker sein, daß beide Teile bei der Geburt, also beim Ausstoßen des Jungen, sich unbeschädigt auseinanderschieben: es ist dies der Fall bei den diffusen und bei den kotyledonentragenden Plazenten, die man danach als Halbplazenten (Semiplacentae) zusammenzufassen pflegt. Die Vereinigung kann so fest werden, daß eine Lösung der gegenseitigen Bindung von mütterlicher und fötaler Plazenta nicht mehr möglich ist und ein Abstoßen der für den mütterlichen Organismus doch immerhin fremden Embryonalhäute nur dadurch herbeigeführt werden kann, daß die in die Plazentabildung einbezogenen Teile der Uterusschleimhaut mit jenen zusammen nach außen entleert werden: das ist der Fall bei den gürtelförmigen und bei den scheibenförmigen

Plazenten, die danach wohl auch Vollplazenten (Placentae verae) heißen. Umfängliche Teile der Uteruswand, Epithelien, Drüsen und Bindegewebe, gehen dabei

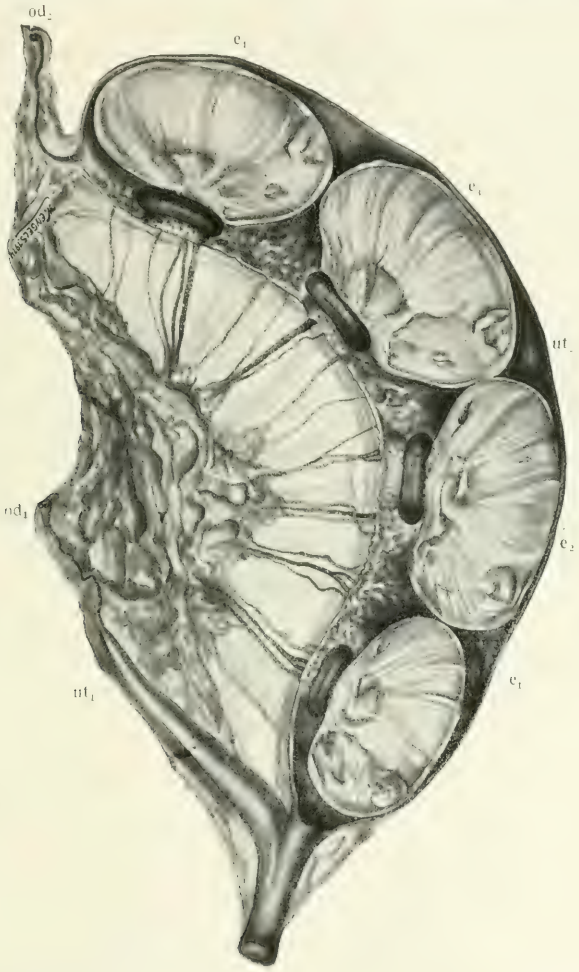


Fig. 630. Trächtiger Uterus eines Meerschweinchens. (Nach Doflein[135].) e_1—$_4$ vier Embryonen mit je einer scheibenförmigen Plazenta (aus dunklem fötalen und hellem mütterlichen Anteil bestehend), $od_{1,2}$ die beiden Eileiter, ut_1 nicht trächtiger, ut_2 trächtiger Uterusschlauch, va Vagina.

zugrunde. Blutgefäße werden eröffnet, kurz es entstehen ausgedehnte Wundflächen nach dem Abgange dieser hinfälligen Uterusteile, dieser Deciduae, wie man sie zu nennen pflegt. Alle Träger einer Vollplazenta stoßen derartige Deciduae nach dem Austritt des Jungen als Nachgeburt (Secundinae) aus, sie heißen daher Deciduaten (Raubtiere, Nagetiere, Affen); es fehlen diese Deciduae bei den Trägern der Halbplazenten, bei den Adeciduaten (Schweinen, Pferden, Wiederkäuern).

Im Bereiche der Plazenta vollziehen sich für den Embryo Atmung und Aufnahme der Nährstoffe, Abgabe der Zersetzungsprodukte des Stoffwechels. Und das in einer ebenso vielgestaltigen Form wie sie die morphologischen Ver-

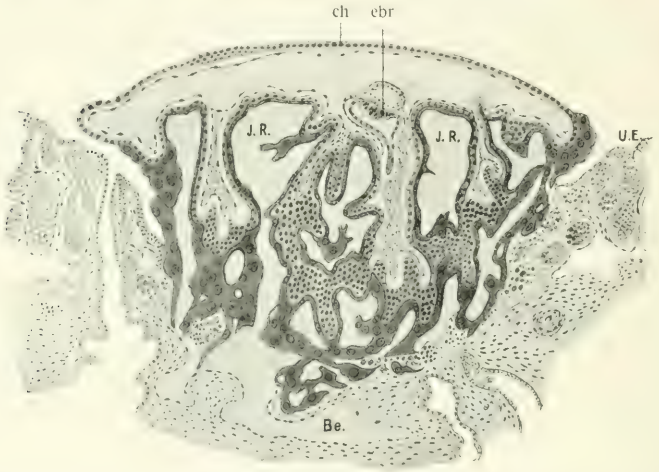


Fig. 631. Schnitt durch die der Uteruswand angelagerte Fruchtblase eines Affen (Semnopithecus nasicus). (Aus Strahl[134].) Be. uterines Blutgefäß, ch Chorion, ebr Embryo, J.R. intervillöse Räume, U.E. Uterusepithel.

hältnisse darbieten. Bei Halbplazenten spielt auch im Bereich der Plazenta neben der direkten Übernahme von Stoffen aus dem mütterlichen Blut die oben besprochene Embryotrophe noch eine wichtige Rolle und das Epithel der Zotten ist an ihrer Resorption eifrig beteiligt; die Embryotrophe tritt an Bedeutung fast ganz zurück bei den scheibenförmigen Vollplazenten, wo dann der Stoffaustausch sich fast völlig oder völlig (Affen, Mensch) unter Diffusionsvorgängen zwischen mütterlichem und fötalem Blutkreislauf abspielt. Im besonderen sind es vor allem die mütterlichen Uterusgefäße, welche sich in weitgehendstem Maße unter Rückbildung des überdeckenden Uterusepithels vor dem resorbierenden Chorionepithel bloßlegen. Die Uterusgefäße stellen zumeist ein enges Kapillarnetz dar, mit dem die Chorionzotten in enge Berührung treten, es kann dieses

Kapillarnetz aber auch unter Zerstörung seiner Endothelien zu größeren Bluträumen zusammenfließen, die dann schließlich in den mächtigen intervillösen Räumen der Primatenplazenta den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreichen. In sie hängen die Chorionzotten, allseitig von mütterlichem Blut umspült, hinein, vermögen also derart einen überaus intensiven Stoffaustausch zu gewährleisten (Fig. 631). In keinem Falle geht derselbe aber jemals so weit, daß er sich unter offener Kommunikation zwischen mütterlichen und embryonalen Gefäßen vollzöge, stets liegt bei noch so inniger Durchdringung beider Teile das Chorionepithel als trennende Zellschicht dazwischen.

Sehr wechselnd ist die Zeitdauer, welche die Embryonen der Säugetiere zu ihrer vollen Entwicklung innerhalb des mütterlichen Uterus benötigen. Einige diesbezügliche Zahlen mögen das gegebene Bild vervollständigen[136]. Es beträgt die mittlere Trächtigkeitsdauer bei Didelphys virginiana acht Tage, bei Mus musculus neunzehneinhalb Tage, bei Lepus cuniculus einunddreißig Tage, bei Canis familiaris einundsechzig Tage, bei Sus scrofa domesticus

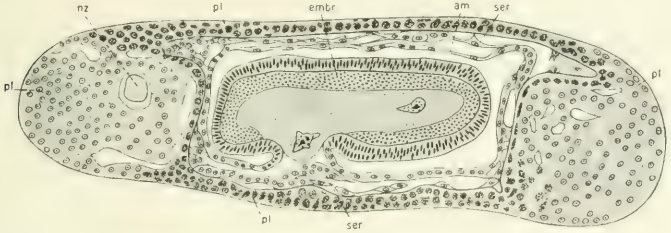


Fig. 632. Längsschnitt durch einen trächtigen Ovarialfollikel von Hemimerus talpoides, wozu man vergleiche Figur 621. (Nach Heymons[105].) am Amnion, embr Embryo, nz Nährzellenrest, pl Follikelplazenta, ser Serosa.

einhundertundsechzehn Tage, bei Ovis aries einhunderundachtundvierzig Tage, bei Homo sapiens zweihundertundachtundsiebzig Tage, bei Equus caballus dreihundertundsechsunddreißig Tage, also über elf Monate, bei Elephas gar über zwanzig Monate.

Plazentabildungen sind also eine ganz allgemeine, nirgends fehlende Eigentümlichkeit aller der höheren Säugetiere, die man systematisch als Monodelphier zusammenzufassen pflegt, und überall sind es stets die Embryonalhüllen, niemals die Embryonalkörper selbst, welche die Verbindung mit der Uteruswand eingehen. Ganz das gleiche ist nun auch der Fall bei einem ganz andersartig organisierten Wesen, bei dem einzigen Insekt, das eine Plazenta aufweist, bei dem oben (S. 617) bereits genannten Hemimerus talpoides[105]. Hemimerus zeigt typische Ovarialträchtigkeit, die Embryonen entwickeln sich in den basalen Follikeln der einzelnen Eiröhren (Fig. 621). Wenn die Entwicklung eines Eies in einem solchen Follikel eingesetzt hat, so erfährt das Wandepithel dieses Follikels grundlegende Veränderungen. Lebhafte Wucherungen lassen zunächst zwei mächtige

Zellenanhäufungen an beiden Enden entstehen. Degenerationsvorgänge führen dann hier wie in dem gesamten übrigen Follikelepithel zu einer Lockerung und Auflösung der einzelnen Zellelemente, zu einem körnigen Zerfall der Zellkerne (Fig. 632). Der Innenraum des Follikels wird mehr und mehr von dem wachsenden Embryo ausgefüllt, der in völlig normaler Form seine Embryonalhüllen als Amnion und Serosa zur Ausbildung bringt, sich mit diesen den umschließenden Follikelwänden locker anlegt und mit ihrer Hilfe die teils flüssigen, teils festen Nährstoffe aufsaugt, welche der immer vollständiger werdende Zerfall der Follikelzellen liefert. Wenn gegen das Ende der Embryonalentwicklung die Embryonalhüllen sich dann besonders am Kopfende des Embryos enger zusammenschieben und hier als kompakte, einen Blutraum in sich bergende embryonale Zellenmasse in die endständigen zerfallenden Follikelepithelien sich einsenken, so kommt nun der Begriff einer Fötalplazenta in seiner Beziehung zu der mütterlichen Follikularplazenta noch augenscheinlicher zum Ausdruck.

Noch nicht völlig klare Einsicht ist in die Verhältnisse der viviparen Onychophoren zu gewinnen trotz umfangreicher Literatur[137]. Da vermögen zweifellos bei einzelnen Formen, wie etwa Peripatopsis blainvillei, die Embryonen ganz unmittelbar mit ihrem Körper Drüsensekrete der umschließenden Eileiterwandungen zu resorbieren (vergl. Fig. 612); da tritt bei anderen, wie etwa Peripatus novae-britanniae, im Zusammenhange mit der Herausbildung einer Embryonalblase ein besonderes ektodermales Resorptionsorgan in Form eines sog. Trophoblasten auf, der zunächst als eine einfache Schicht vakuolisierter Zellen die Embryonalblase überzieht, später als umfangreiche Blase die Rückenfläche des Embryos einnimmt und schließlich mehr und mehr zusammenschrumpfend völlig im Körper des jungen Tieres aufgeht; da findet sich endlich, und das gilt für neotropische Peripatus-Arten, der Embryo durch einen stielartigen, scheibenförmig verbreiterten „Nabelstrang" mit der Wand einer besonderen Bruthöhle verbunden, was dann zweifellos als Plazentabildung zu deuten wäre, wenn diese Bruthöhle wirklich dem mütterlichen Uterusepithel entstammte. Worüber jedoch berechtigte Zweifel bestehen, im besonderen in Hinsicht auf die direkt gegensätzliche Deutung der Bruthöhle als einer rein embryonalen Bildung, als einer Embryonalhülle. Es kann im übrigen die Tragzeit der Onychophoren eine sehr beträchtliche sein, sie kann bei Peripatopsis capensis bis zu dreizehn Monaten dauern.

Außerembryonale Teile des Keimes sind es dann auch, welche bei den Manteltieren oder Tunikaten den Embryo mit dem Mutterkörper als Plazenta verbinden. Ort der Brutpflege und damit auch der Plazentabildung ist die Kloakenhöhle, das Material für den Aufbau der Plazenta wird im wesentlichen geliefert von Follikelzellen, d. h. von Hüllzellen, welche dem reifenden Ei vom Ovarium aus mitgegeben werden. Relativ einfach liegen die Verhältnisse bei manchen Ascidien. Da fixiert sich bei Archiascidia neapolitana[138] das befruchtete Ei unmittelbar nach seinem Austritt in den Kloakenraum an einer von der Mündung des Eileiters entspringenden Falte, verwächst vermittels seiner Follikelzellenhülle mit dem Zylinderepithel dieser Falte und gibt so Veranlassung zur

Bildung einer scheibenförmigen Plazenta (Fig. 633). Follikelzellen und Epithel der Plazentarfalte bilden unter völliger Auflösung ihrer Zellgrenzen ein einheitliches Synzytium, ein vermittelndes Organ zur Überleitung von Nährsäften aus dem mütterlichen Körper in den sich entwickelnden Embryo. Bis zu sieben Embryonen können gleichzeitig an einer solchen Plazentarfalte befestigt sein, wobei dann die am weitesten vorgeschrittenen Stadien der Kloakenöffnung am nächsten liegen.

Eine ganz ähnliche Plazentabildung scheinen einige Arten der Synascidienfamilie der Aplididen (Fragarium arcolatum, Amaroecium roseum und andere) aufzuweisen[139], nur daß hier die Plazentarfalte größeren Umfang gewinnen und den Embryo förmlich in eine besondere Bruthöhle einschließen kann. In vollendetstem Maße durchgeführt ist dies dann bei der Gruppe von Manteltieren, bei der zugleich die Plazenta ihren höchsten Ausbildungsgrad erreicht hat, bei den Salpen[140]. Von seiner Follikelhülle umschlossen rückt ein einzelnes Ei aus dem Ovarium von innen her an die Wand der Kloakenhöhle heran und buchtet dieselbe nach außen vor (Fig. 634A). An der Basis dieser Erhebung bildet sich eine Ringfalte aus, dieselbe nimmt ständig an Größe zu (Fig. 634B), überwächst den in der Entwicklung fortschreitenden Embryonalkeim und umschließt ihn endlich vollständig bis auf eine kleine Öffnung an der Spitze (Fig. 634C), durch welche hindurch die Verbindung des Brutraumes mit dem eigentlichen Kloakenraum erhalten bleibt. Nur vereinzelt fehlt diese kloakale Umhüllung und liegt der Embryo dann frei in dem Kloakenraum, bei Salpa democratica-mucronata.

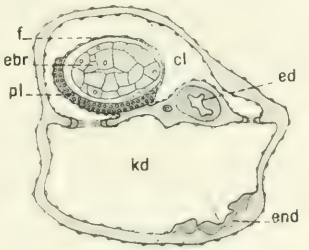


Fig. 633. Querschnitt durch die Kiemendarmregion einer trächtigen Archiascidia neapolitana. (Nach Julin[138].) cl Kloakenraum, ebr Embryo, ed Enddarm, end Endostyl, f Follikel des Eies, kd Kiemendarm, pl Plazenta.

Die Follikelhülle, mit welcher der Embryo von Anfang an umkleidet ist, wird allmählich resorbiert mit Ausnahme des Abschnittes, der dem Körperinneren des Muttertieres zugewendet ist und ganz im Gegenteil eine exzessive Hypertrophie erfährt. Es geht aus ihm die Plazenta hervor, die bei voller Ausbildung (Fig. 634D) zwei Hauptbestandteile unterscheiden läßt. Das ist einmal ein scheibenförmiges Dach, welches dem nunmehr schon hoch differenzierten Embryonalkörper dicht anliegt, und zweitens ein schwamm- oder gerüstartiges Synzytium, das gegen das Dach in scharfer Trennungslinie abgegrenzt ist und mit seinen gelappten Strängen tief und völlig in mütterliche Bluträume eingesenkt ist. Gestützt ist das Ganze durch einen peripheren Ringwulst aus hochzylindrischen Zellen, der schon frühzeitig an der Basis der vom Embryo emporgehobenen Kuppe, also als Derivat der Kloakenwand, sich ausbildet. Eigentliches Absorptionsorgan der Nährstoffe ist das schwammartige Synzytium, massenhaft nimmt sein Plasma Blutflüssigkeit und Blutkörperchen, die sich haufenweise in den Maschenräumen

des Synzytiums anstauen, in sich auf, es erhält ein förmliches schaumartiges Aussehen durch die sein Inneres erfüllenden Flüssigkeitsbläschen. Weitergegeben werden die Nährstoffe dann von dem Synzytium zunächst in das Plazentadach, und hier findet deren eigentliche Verarbeitung statt, wie sie zum äußerlichen Ausdruck kommt in dem Auftreten von Vakuolen, fettartigen Tropfen und glänzenden Körnchen. Große Wanderzellen von amöboider Gestalt führen dann die Nährstoffe unmittelbar dem Embryonalkörper zu, daneben sind natürlich auch osmotische Vorgänge tätig, überwiegen sogar auf älteren Stadien. Vor dem Ausschlüpfen drängt sich der Embryo zunächst durch die kloakale Hülle des Brut-

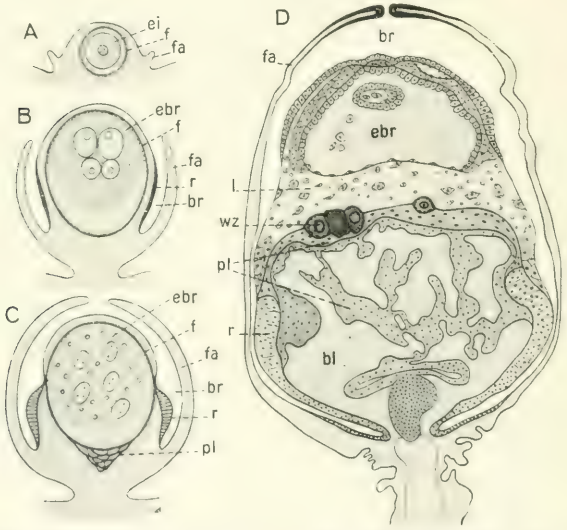


Fig. 634. Plazentabildung der Salpen: A—C drei aufeinanderfolgende Ausbildungsstadien von Brutkammer und Plazenta, D Längsschnitt durch einen älteren Embryo und durch die Plazenta von Salpa pinnata. (A—C nach Delage et Hérouard[140], D nach Brooks[140].) bl mütterliche Bluträume, br Brutraum, ebr Embryo, ei Eizelle, f Follikelhülle, fa die den Embryo umschließenden Falten der Kloakenwand, l embryonale Leibeshöhle, pl Plazenta, r stützender Ringwulst der Plazenta, wz Wanderzellen.

raumes hindurch und kommt derart frei in die Kloakenhöhle zu liegen, von deren Wand er schließlich unter Zerreißen der Plazentarstränge sich loslöst, um durch die Kloakenöffnung nach außen ins Freie zu gelangen. Zuweilen kann die Inanspruchnahme des mütterlichen Körpers eine so große sein, daß er den an ihn gestellten Anforderungen erliegt; bei Salpa flagellifera wachsen die Embryonen im Muttertiere fast zur vollen Größe heran und lassen dieses daher schließlich in einem stark degenerierten Zustand zurück[141].

Bei allen bisher betrachteten Formen der Plazentabildung handelt es sich stets nur um ein enges Aneinanderlegen fötaler und mütterlicher Bestandteile, nie um ein wirkliches Verwachsen beider Körper. Ein einziger Fall macht von dieser Regel eine Ausnahme, er bleibt uns jetzt noch zu besprechen übrig, er findet sich bei den phylactolaemen ektoprokten Bryozoen[142]. Die Tiere sind stockbildend, stellen also morphologisch die sexuelle Einheit von Gametocytenträgern zweiter Ordnung dar. Hier sind in dieser Einheit, wie wir ähnliches früher schon erfuhren (vergl. S. 35), nur bestimmte Individuen Träger der Geschlechtsprodukte, die sog. Ooecien. Sie treten als selbständige Personen in so verein-

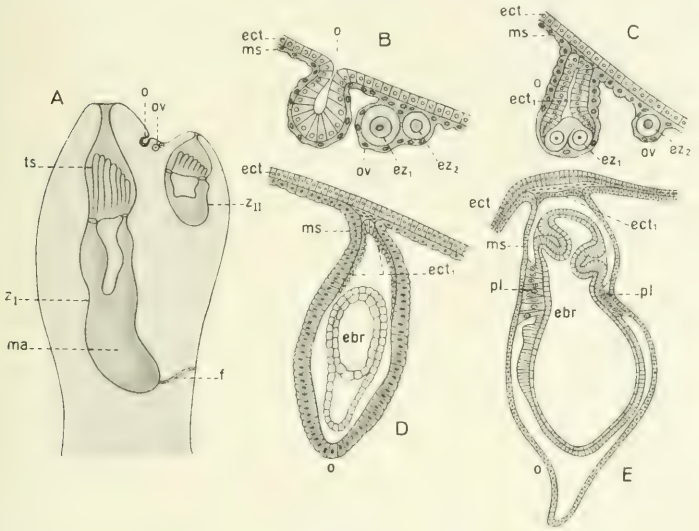


Fig. 635. Brutpflege und Plazentabildung der phylactolaemen ektoprokten Bryozoen: A schematische Übersicht der topographischen Beziehungen am Bryozoenstock, B—E die spezielleren Beziehungen zwischen Ooecium und Embryo bei Plumatella. (A nach Delage et Hérouard[142], B—E nach Braem, 1897[142].) ebr Embryo, ect Ektoderm der Leibeswand des Stockes, ect_1 Ektoderm des Ooeciums, $ez_{1,2}$ Eizellen, f Funiculus, ma Magen eines Zooeciums, ms mesodermales Peritonealepithel, o Ooecium, ov Ovarium, pl Plazenta, ts Tentakelscheide eines Zooeciums, $z_{I, II}$ Zooecien.

fachter Form auf, daß sie sich im Zusammenhange des ganzen Stockes kaum über den Rang eines Geschlechtsorganes erheben. An der Leibeswand bildet sich zunächst zwischen den normalen Zooecien des Stockes eine bläschenförmige Einsenkung aus, wie die Leibeswand aus zwei Schichten, aus Ektoderm und Mesoderm, zusammengesetzt (Fig. 635 A, B). Das ist die Anlage des eigentlichen Ooeciums, in seiner Nähe, aber getrennt von ihm geht aus einer Wucherung des Peritonealepithels der gemeinsamen Leibeshöhle sein zugehöriges Ovarium hervor. Beide Anlagen nähern sich bis zur Berührung, worauf das am weitesten

in seiner Ausbildung vorgeschrittene Ei in das Ooecium übertritt und in demselben seine Embryonalentwicklung durchläuft. Wir wollen deren Gang zunächst an einem spezielleren Beispiel, an Plumatella fungosa, verfolgen. Wenn das Ooecium ein Ei in sich aufgenommen hat, so sind an ihm bereits einige Veränderungen vor sich gegangen, es hat sich vor allem von dem äußeren Ektoderm der Leibeswand abgeschnürt (Fig. 635C). Die Veränderungen nehmen zu, das Ganze wächst in die Länge, zu einem förmlichen Schlauche aus. Während von den beiden Zellschichten bisher das Ektoderm die mächtigere war, tritt dieses jetzt ganz zurück (Fig. 635D) und bildet schließlich nur noch eine kleine abschließende Platte an der Ansatzstelle des Schlauches (Fig. 635E). Und ganz im Gegensatz dazu wandelt sich die mesodermale Schicht in ein hohes Zylinderepithel um, plattet sich aber freilich später infolge einer Dehnung durch den wachsenden Embryo wieder ab und wird schließlich zu einer membranösen Hülle, in allen wechselnden Zuständen aber stets die eigentliche Begrenzungsschicht des Ooeciums bildend. Mit eben dieser mesodermalen Hülle tritt nun der in ihr Inneres eingeschlossene Embryo in ganz direkte körperliche Beziehung, und zwar dadurch, daß sein Ektoderm mit einer mittleren Ringzone sehr beträchtlich erhöhter Zellen sich der Wand des Ooeciums fest anlegt und mit ihr verbindet (Fig. 635E), wodurch einmal der Embryo in seiner Lage fixiert, weiter aber auch diffundierenden Nährstoffen ein unmittelbarer Weg geboten wird. Hier bei Plumatella würde also gewissermaßen eine gürtelförmige Plazenta vorliegen, bei Cristatella, Pectinatella und Fredericella ist sie scheibenförmig gestaltet und nimmt den vorderen Teil des Embryonalkörpers ein. Bei Fredericella erhält die Plazenta zugleich auch ihre höchste morphologische Ausgestaltung. Hier findet nicht nur eine feste Verwachsung von embryonalem Ektoderm und mütterlichem Mesoderm statt, sondern beider Zellelemente durchdringen sich förmlich in inniger Vermischung, so daß kaum noch eine Grenze zwischen beiden zu ziehen ist. Auch physiologisch zeigt die Plazenta von Fredericella einen Höhepunkt, ihre energische nutritorische Tätigkeit bezeugen vor allem die stark vergrößerten bläschenförmigen Kerne ihrer Zellelemente. Ist die junge Schwärmlarve völlig ausgebildet, so bricht sie sich an der Haftstelle des Ooecien-Brutschlauches eine Öffnung nach außen, worauf dieser selbst samt der Plazenta zerfällt und zugrundegeht.

X. Stufe. In dem zuletzt besprochenen Falle der stockbildenden Bryozoen wird der Embryo nicht mehr von einem einfachen Organ zu Schutz und Ernährung eingeschlossen, sondern von einem ganzen Organismus. Wenn letzterer dann völlig in dieser Aufgabe eines Brutorgans aufgeht, so geschieht das freilich in dem übergeordneten Verbande des Gametocytenträgers zweiter Ordnung, es kann solches aber auch geschehen in der selbständigen Einheit eines einfachen Gametocytenträgers. Damit wird eine allerletzte, nicht mehr zu überbietende Stufe der Brutpflege erreicht, eine Stufe innigster Verbindung, durch die der Mutterkörper in seiner Gesamtheit sich dem von ihm erzeugten Sprößling darbietet. Es erzählt uns Herodot im dritten Buche seiner Geschichte von Ottern und geflügelten Schlangen Arabiens, deren junge Brut sich im Bauche der Mutter durch dieselbe hindurchfräße und so einen Ausgang nach außen gewänne. Nun,

das gilt zwar nicht von Reptilien der genannten Art, wohl aber buchstäblich von einer gar nicht geringen Zahl niederer wirbelloser Tiere.

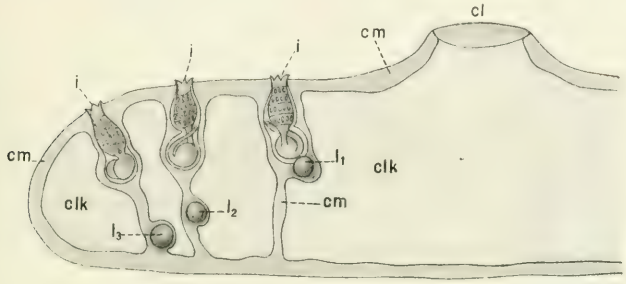


Fig. 636. Schnitt durch eine Diplosomakolonie mit drei trächtigen Einzelindividuen. (Kombiniert nach Salensky[143] und Seeliger[143].) cl Kloakenöffnung, clk gemeinsame Kloakenhöhle der Kolonie, cm Cellulosemantel, l_1—$_3$ drei Eier auf ihrem Wege durch die Cellulosehülle, i Ingestionsöffnungen.

Anfangsstufen leiten auch diese Verhältnisse ein. Bei manchen Synascidien (Didemniden, Diplosomiden, Synoicum)[143] gelangen die reif gewordenen Eier unter Durchbrechung der Ovarialwand zunächst in die Leibeshöhle des Muttertieres, drängen dann gegen den umschließenden Zellulosemantel vor, lagern sich in denselben ein, vollenden in ihm ihre Entwicklung und brechen schließlich durch ihn hindurch nach außen (Fig. 636). Bei einzelnen ektoprokten Bryozoen, wie etwa dem Cylindroecium dilatatum[144], entwickeln sich die Larven völlig im Inneren der Leibeshöhle des Geschlechtstieres, sie befreien sich aus derselben in der Weise, daß sie sich im vorderen Körperbereich des Muttertieres der Wand anpressen, dieselbe vorwölben und schließlich zum Bersten bringen, worauf die Larve austritt und davonschwärmt (Fig. 637). Ein zipfelförmiges Röhrchen deutet noch lange nachher die Durchbruchsstelle an.

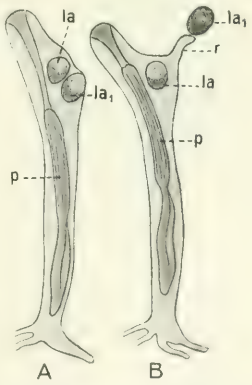


Fig. 637. Ausschlüpfen der Larven aus dem Inneren eines Geschlechtstieres von Cylindroecium dilatatum, in zwei aufeinanderfolgenden Stadien. (Nach Prouho[144].) la Larven, p Polypid, r Ausgangsröhre.

Etwas stärker in Mitleidenschaft gezogen wird durch die Gegenwart der Brut im Inneren des Mutterkörpers der Organismus mancher Holothurien[145]. Wir kennen diese Form der Brutpflege von Thyone rubra, Phyllophorus urna, von Chiridota rotifera und vor allem von Synapta vivipara, von der auch etwas eingehendere Beobachtungen vorliegen. Eine Entleerung der Eier nach außen ist unmöglich, da der Genitalgang blind

endet; es brechen vielmehr die Eier durch die dünnen Gonadenwände hindurch direkt in die Leibeshöhle ein und entwickeln sich hier zu frei umherschwimmenden Larven, die man dann zu Hunderten gleichzeitig in einem Muttertiere antreffen kann. Und ihren Weg ins Freie finden diese Larven schließlich dadurch, daß sie die Körperwand in der Nähe des Afters zerreißen oder aber, daß sie den Enddarm durchbohren und durch den After selbst austreten.

Ganz ähnlich verhält sich unter den Rädertieren der Rotifer vulgaris[146]. Man sieht da die Embryonen sich völlig frei in der Leibeshöhle der Mutter, wo sie ihre ganze Entwicklung durchgemacht haben, umherbewegen. Tastend treffen sie schließlich auf die Kloakenspalte, durchbohren deren Wandung und gelangen so ins Freie, ohne daß das Zerreißen der Kloakenwand dem Muttertier allzugroßen Schaden brächte. Anders ist es freilich, wenn als Durchbruchsort eine beliebige andere Körperstelle gewählt wird, wie es zuweilen der Fall ist, das hat dann den sofortigen Tod des Muttertieres zur Folge.

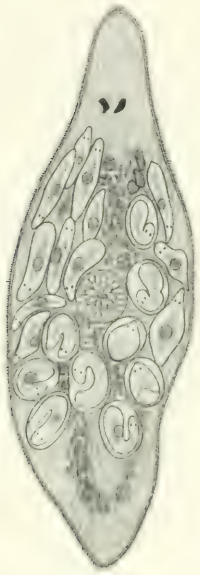


Fig. 638. Mesostoma lingua mit Jungen innerhalb des Körperparenchyms. (Nach Schmidt[145].)

Zum wenigsten das Ende ihrer Entwicklung durchlaufen im Mutterleibe die Jungen einiger rhabdocoelen Turbellarien (Mesostoma, Bothromesostoma, Paravortex)[147]. Bei Mesostoma spielt sich die Entwicklung der Hauptsache nach in den weiblichen Genitalwegen ab, aber die Jungen gelangen dann unter Durchbrechung der Uteruswand zunächst in das Parenchym der Mutter, wo sie sich lebhaft hin und her bewegen (Fig. 638), und durchbrechen schließlich direkt die Körperwand. Bei Paravortex cardii dagegen werden die innerhalb des Ovariums gebildeten Eikokons selbst unter Platzen der Ovarialwand in das Parenchym gedrängt, hier schlüpfen auch die Jungen aus, die endlich wiederum Risse der Körperwand als Weg nach außen benutzen. Auch hier alles das ohne den Tod der Mutter herbeizuführen, da die hohe allgemeine Regenerationsfähigkeit dieser Tiere auch solche Schäden auszubessern und zu heilen vermag. Hier zu nennen wären ferner einige Nemertinen[148], wie Geonemertes agricola und Prosorochmus claparedii, wo die Jungen wiederum ihre ganze Entwicklung im mütterlichen Körper vollenden, häufig einen sehr beträchtlichen Raum von dessen Innern beanspruchend und allenthalben zuletzt seine Außenwand durchbrechend. Ähnliches zeigen manche Ringelwürmer. Bei Raphidrilus nemasoma[149] entwickeln sich nach eingetretener weiblicher Reife die Eier unmittelbar in der Leibeshöhle, in der sie entstanden sind, zu jungen Würmern weiter. Man trifft sie daselbst allenthalben auf den verschiedensten Entwicklungsstadien (Fig. 639B). Ähnlich verhält sich die in Bohrlöchern lebende Geschlechtsform von Dodecaceria

concharum[150], wo die Eier sich parthenogenetisch im Leibe des Muttertieres bis zu jungen Schwärmlarven entwickeln und wahrscheinlich durch die Segmentalorgane hindurch nach außen gelangen. Und bei Syllis vivipara[151] ist zu bestimmten Zeiten die hintere Körperregion so dicht von Embryonen erfüllt, daß dieselben kaum Platz zu finden vermögen. Auch hier hat überall Gegenwart wie Freiwerden der Jungen keine unheilbare Schädigung des Muttertieres zur Folge. Nicht völlig klar gelegt sind bisher die Verhältnisse bei der weiblichen Sacconereis-

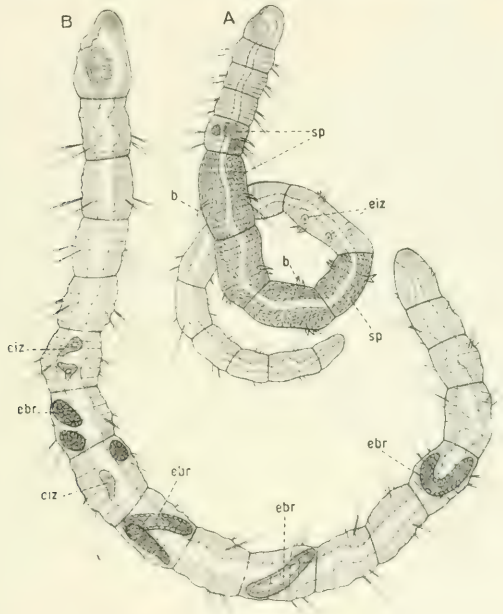


Fig. 639. Raphidrilus nemasoma, im Stadium der männlichen (A) und der weiblichen (B) Reife. (Nach Monticelli[119].) b Geschlechtsborsten des männlichen Reifestadiums, ebr Embryonen, eiz Eizellen, sp Spermatozoen.

form von Autolytus (vergl. S. 357)[152]. Es trägt dieser weibliche Ringelwurm auf seiner Ventralseite einen mächtigen dünnhäutigen Brutsack, der sich über eine größere Zahl von Segmenten erstreckt und prall mit Eiern, bez. Embryonen angefüllt ist (vergl. Fig. 349C). Er soll als eine Ausstülpung der Bauchhaut direkt mit der Leibeshöhle in offener Kommunikation stehen, müßte also wohl als ein vorgebuchteter Teil derselben angesehen werden.

Schließlich aber wird nun eine Stufe erreicht, wo der mütterliche Körper den Anforderungen der in seinem Inneren sich ausbildenden Brut unmittelbar

erliegt. Von einem marinen isopoden Krebstier, der Gnathia maxillaris[153], wissen wir, wie auch da die reifen Eier zunächst den ganzen inneren Leibesraum der Mutter erfüllen (vergl. Fig. 697 C), hier zu jungen Larven heranwachsen, dabei, was in den bisher genannten Fällen noch niemals stattfand, deren Inneres bis auf den Strang der Bauchganglien völlig zerstören und schließlich durch die platzende Körperwand der Mutter hindurch ihren Weg nach außen suchen. Als zusammengefaltetes Gebilde kann die Mutter dann noch kurze Zeit Zeichen des Lebens von sich geben, endlich aber muß sie unfehlbar diese einzige Brutperiode mit ihrem Tode besiegeln.

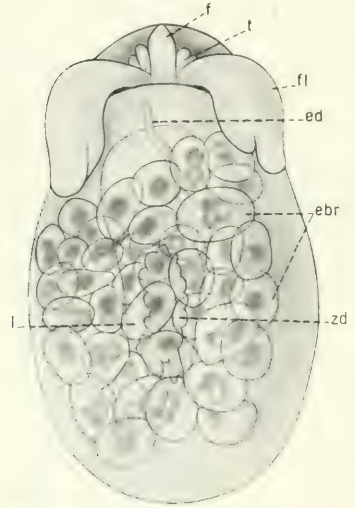


Fig. 640. Brutträchtiges Individuum von Halopsyche gaudichaudi, gegen das Ende der weiblichen Reife. (Nach Meisenheimer[154].) ebr Embryonen, ed Enddarm, f Fuß, fl Flosse, l Reste der Leberlappen, t Tentakel, zd Reste der Zwitterdrüse.

Demselben Schicksal ist verfallen der Vertreter einer ganz anderen Tiergruppe, die zu den zwittrigen Flügelschnecken (Pteropoden) gehörige Halopsyche[154]. Erst nach vorausgegangener männlicher Reife entfaltet der weibliche Genitalapparat seine Tätigkeit. Als auffallendste Erscheinung bietet er dabei Eiern und Embryonen einen ersten Aufenthaltsort in einem besonderen inneren Brutsack, der sich weiter und weiter ausdehnt, den Körper des Muttertieres zu starkem Anschwellen bringt und schließlich platzt, damit die inzwischen zu jungen Tieren herangewachsenen Embryonen überallhin in der ganzen Leibeshöhle verstreuend (Fig. 640). Die vegetativen Organe des Muttertieres sind inzwischen unter der zehrenden Wirkung fortgesetzter Entziehung von Nährsäften dem Zerfall nahe gebracht, nur Zentralnervensystem, Sinnesorgane und Lokomotionsorgane sind noch funktionsfähig; das Ganze bildet nichts weiter mehr als einen lebenden, im Meere umhertreibenden Brutbehälter, der schließlich, wenn die Jungen unter Bersten des bereits vorher stark zusammengeschrumpften Integuments frei werden, als leblose Hülle zu Boden sinken muß.

Den gleichen Lebensgang sehen wir ein drittes Mal sich verwirklichen bei einer Insektenform, bei den Fächerflüglern oder Strepsipteren[155]. Die Weibchen schmarotzen als madenförmige Geschöpfe am Hinterleib von Bienen und Wespen, eingebohrt zwischen deren Körperringe. Ihr ganzes Innere ist angefüllt von Eiern und späterhin von jungen Larven, die innerhalb der Leibeshöhle der Mutter ihre volle Entwicklung durchmachen und schließlich die mütterliche Hülle durch einen Querschlitz verlassen, der sich an dem allein aus den Hinterleibsringen des

Wirtstieres vorragenden abgeplatteten Körperabschnitt findet (Fig. 641). Auch hier zeigt das Muttertier eine starke Reduktion der vegetativen Organe, insbesondere atrophiert der gesamte hintere Darmabschnitt, auch hier bleibt allein das Nervensystem ziemlich erhalten und ermöglicht einen noch relativ langen Bestand dieses lebenden Brutsackes.

Zu einer noch frühzeitigeren Auflösung des mütterlichen Körpers führt die Brutpflege eines an Zuckerrüben schmarotzenden Nematoden, der Heterodera schachtii[156]. Der kurzgedrungene, fast zitronenförmige Körper des Weibchens (vergl. Fig. 645B, S. 647) läßt seine reifen und befruchteten Eier zunächst innerhalb der Eileiter ihre Entwicklung beginnen, bis dann die zunehmende Eierproduktion die Uterusschläuche an ihrem unteren Ende zum Platzen bringt und damit die Eier in die Leibeshöhle geraten, wo sie alle Eingeweide verdrängen und zur Degeneration bringen. Das Tier stirbt schließlich ab, und wenn die Tätigkeit des Genitalapparates sich erschöpft hat, ist das Ganze zu einer chitinösen, Hunderte von Eiern in ihrem Inneren einschließenden Brutkapsel geworden, die von der Rübenwurzel, an welcher der Wurm bisher festgesaugt war, abfällt und in der Erde liegen bleibt. Sind dann die jungen Larven voll ausgebildet, so verlassen sie die chitinöse Bruthülle durch das Loch, welches ihnen an der Stelle der ursprünglichen Vaginalöffnung erhalten geblieben ist. Einen zeitweiligen schützenden Verschluß erhält diese Öffnung übrigens durch eine Gallertmasse, welche Sekreten der weiblichen Geschlechtsgänge entstammt und zumeist einige wenige Eier enthält, die mit ihr entleert worden sind. Und das ist von besonderem Interesse hinsichtlich eines Vergleiches mit einer anderen Heterodera-Art, der Heterodera radicicola[157], welche ihre Eier noch größtenteils oder sämtlich in einen aus der gleichen Gallertmasse bestehenden Eiersack ablegt. Bei Heterodera schachtii ist diese zweifellos ursprünglichere Form der Brutpflege gewissermaßen nur noch in rudimentärer Form vorhanden, verdrängt durch jene andere von viel eingreifenderer Intensität.

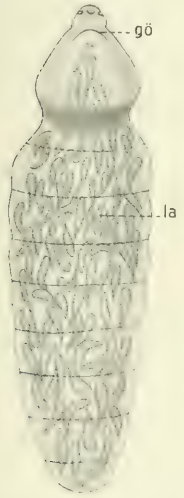


Fig. 641. Weibchen eines Strepsipteren (Halictophagus spencii), erfüllt von reifen Larven. (Nach Nassonow[155].) gö Geburtsöffnung, la Larven.

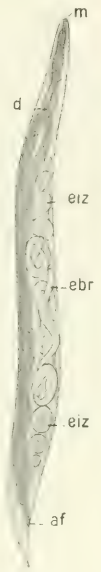


Fig. 642. Weibchenform von Rhabdonema nigrovenosum, mit heranwachsender Brut in der Leibeshöhle. (Nach Leuckart[158].) af After, d Darm, ebr Embryonen, eiz Eizellen, m Mundöffnung.

Und nun bedarf es nur noch eines kleinen Schrittes, um uns zu einer letzten äußersten Stufe dieses Brutverhältnisses zu bringen, wo das Muttertier direkt mit seinem ganzen Leibe der Brut zum Opfer fällt und von derselben buchstäblich auf- oder besser ausgefressen wird. Das zeigen uns zunächst wiederum einzelne Nematoden. So einmal die freilebende getrenntgeschlechtliche Generation der Rhabdonema-Arten[158], etwa des Rhabdonema nigrovenosum. Eier und Embryonen entwickeln sich zunächst durchaus in den Eileitern, zerreißen aber dann sehr bald durch ihre heftigen schlängelnden Bewegungen deren Wandung und gelangen so in die Leibeshöhle (Fig. 642), wo alsbald ein Zerfall des Darmes, des Nervensystems, der Muskulatur und des Genitaltraktus einsetzt, alles das in eine feinkörnige Masse sich auflöst und in diesem Zustand von den Larven aufgezehrt wird. Zumeist sind es nur einige wenige Embryonen, welche sich wirklich voll entwickeln, die übrigen Eier verfallen ebenso wie die gesamte innere Mutterorganisation der Auflösung. Aber diese wenigen Embryonen haben nach einigen Tagen schon die Mutter völlig ausgefressen, so daß von ihr nichts weiter übrig bleibt als der Kutikularschlauch, den allerdings die inzwischen beträchtlich herangewachsenen Embryonen ziemlich ausfüllen und schließlich zur Gewinnung der Freiheit einfach durchbrechen. Es können die gleichen Erscheinungen ferner bei freilebenden Rhabditis- und Diplogaster-Arten auftreten[159], hier aber, wie es scheint, nur dann, wenn die weiblichen Tiere in irgendeiner Form eine Schwächung ihrer Konstitution erfahren. So pflegen die Weibchen der Rhabditis-Arten normalerweise ihre Eier, wenn auch auf vorgeschrittenen Stadien der Embryonalentwicklung, abzulegen. Wenn sie aber gegen das Ende ihrer Legeperiode altersschwach und matt geworden sind oder wenn sie durch längeren Aufenthalt in nahrungsarmem Medium eine allgemeine Schwächung erleiden, so legen sie die Eier nicht mehr ab, es schlüpfen die Embryonen im Uterus aus, durchbrechen dessen Wände und gelangen so wiederum in die Leibeshöhle der Mutter, deren Eingeweide sie alsbald anfallen und verzehren. Es bleibt schließlich auch hier von der Mutter nichts weiter übrig als der leere Kutikularschlauch, in ihm bleiben die Jungen solange eingeschlossen, bis er

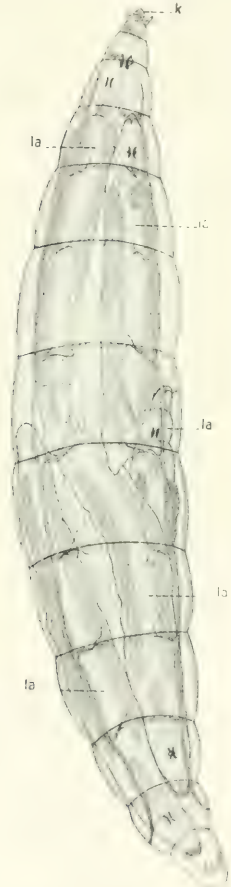


Fig. 643. Pädogenetische Fliegenlarve mit fünf Tochterlarven. (Nach Pagenstecher[160].) k Kopf der Mutterlarve, la Tochterlarven.

mazeriert und zerfällt. Wir sehen mithin hier in ihren Ausgangsformen die Bedingungen wirksam werden, welche ein so merkwürdiges Brutverhältnis zu schaffen imstande sind.

Wir begegnen ihm zu einem zweiten Mal im Tierreich bei den pädogenetischen Fliegenlarven[160], also bei jenen sonderbaren Larven der Gallmücken und einiger anderer Fliegen, welche als Larven geschlechtsreif werden können und auf parthenogenetischem Wege Junge zu erzeugen vermögen (vergl. S. 709). Die äußeren Erscheinungen sind im allgemeinen derart, daß der Körper solcher Larven gegen das Ende einer Entwicklungsperiode hin unter Verdrängung seiner gesamten inneren Organe prall von voll ausgebildeten neuen Larven erfüllt ist (Fig. 643). Die Vorgänge sind im einzelnen besonders genau von den Larven einer Gallmücke, des Miastor metroloas, bekannt. Die Eifollikel werden von den Ovarien direkt in die Leibeshöhle abgestoßen und beginnen hier unmittelbar mit der Embryonalentwicklung, die zu einer neuen Larvengeneration führt. Während die Tochterlarven heranwachsen — ihre Zahl schwankt von acht bis dreißig — werden die Bewegungen der zuerst sehr lebhaften Mutterlarve immer träger und schwerfälliger, es hört die eigene Nahrungsaufnahme durch den Mund auf. Im Inneren löst sich ihr Fettkörper in eine milchig trübe, den Embryonen zur Nahrung dienende Flüssigkeit auf, es gehen alle Organe einschließlich der Muskulatur zugrunde und es bleibt schließlich nur noch ein prall von Larven und Flüssigkeitsmassen erfüllter, völlig unbeweglicher starrer Sack übrig, an dem von der ursprünglichen Organisation außer der peripheren Chitinhaut nur noch die Chitinröhren der Tracheen erkennbar sind. Unter heftig schlagenden Bewegungen bringen die jungen Larven, nachdem sie sich von ihren Embryonalhüllen befreit haben, die stramm angespannte Haut der Mutterlarve schließlich zum Platzen und winden sich schlängelnd aus ihren zusammengeschrumpften Resten heraus. Diese Vermehrungsform ist eine überaus intensive, zahlreiche Generationen folgen, im besonderen im Herbst, ununterbrochen aufeinander und man findet dann an ihren Aufenthaltsorten, in faulenden Baumstümpfen, gewaltige Massen von solchen Larven aller nur möglichen Entwicklungsstufen in großen Ballen vereinigt. Es mag noch erwähnt werden, daß dieses exzessive Brutverhältnis nur bei den Larven sich findet, die alljährlich Anfang Juni auftretende Imago zeigt davon nichts, sie legt als Weibchen ihre befruchteten Eier unter der Rinde ab.

In den letzten Phasen dieser extremsten Form der Brutpflege wandelt sich der Mutterkörper ganz offenbar in seiner Gesamtheit zu einem einfachen Brutbehälter um. Es kann eine solche Umwandlung auch noch auf einer ganz anderen Grundlage sich vollziehen, bei den Schildläusen[161]. Recht mannigfacher Art sind bei diesen Insekten die Formen der Brutpflege. Als Schutz der abgelegten Eier kann da einmal dienen die flaumartige Wachsabscheidung, die zunächst auch den Körper der Weibchen bedeckt (Fig. 644A), oder ein geschlossener Wachsschild (Fig. 644B), der nacheinander den Mutterkörper wie den abgesetzten Eihaufen schützend überdacht, beides bei Coccinen verwirklicht; da kann die schützende Wachshülle verstärkt werden durch die darüber

abgelagerten derben ersten Larvenhäute (Fig. 644C), so ist es bei den Diaspinen, wo der Wachsschild, unter dem die Eier liegen, dann einen sehr bedeutenden Umfang annehmen kann; da vermag endlich — und das ist der uns hier besonders interessierende Fall — das Tier in seiner Gesamtheit zu einer schützenden Schale zu werden, die sich über dem abgelegten Eihaufen emporwölbt, so ist es bei den Lecaniinen (Fig. 644D). Das junge Weibchen liegt mit seiner Bauchfläche zunächst dicht der Unterlage des Pflanzenstengels, an dem es festgesaugt ist, auf;

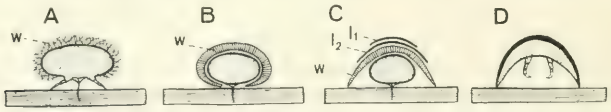


Fig. 644. Schematische Querschnitte durch die Körper verschiedener Schildlausweibchen: A, B der Coccinen, C der Diaspinen, D der Lecaniinen. (Nach Judeich-Nitsche[161].) l Larvenhäute, w Wachshülle.

wenn aber dann die Eiablage eingesetzt hat und weiter fortschreitet, so beginnt seine Ventralfläche sich abzuheben und zusammen mit der sehr stark chitinisierten Rückenhaut eine gewölbte Kuppe zu bilden, deren Ränder allein fest mit der Unterlage verbunden bleiben. Und ist dann die Eiablage vollendet, so stirbt das Muttertier ab und stellt nun mit seinem Gesamtkörper eine halbkugelig oder knopfförmig vorspringende Hohlblase dar, deren Inneres völlig von Eiern ausgefüllt ist.

22. Kapitel

Stufen sexueller Organisationshöhe

Selbsterhaltung und Sexualität. Übermächtiges Hervortreten sexueller Organisation am weiblichen Körper, veranlaßt durch verstärkte Nahrungsaufnahme oder durch Parasitismus (bei Nematoden, Milben, Copepoden, Pupiparen), hervorgerufen durch Massenproduktion von Eizellen (bei Krätzmilben, Sarcopsylla, Vermipsylla, bei Termitenköniginnen). Auf der gleichen Überproduktion beruhende Umgestaltung des weiblichen Körpers bei Nematoden, bei Atractonema und Sphaerularia. Flügellosigkeit weiblicher Schmetterlinge, Käfer und Fliegen. — Positive Beeinflussung des männlichen Körpers durch angehäufte Nährstoffe bei Fischen und Walen. Umgestaltung des männlichen Körpers zu einem reinen Geschlechtsträger durch Rückbildung nicht sexueller Körperteile. Reduktion der Körpergröße (bei männlichen Spinnen, Taschenkrebsen, Mollusken); Verkümmerung der Mundwerkzeuge (bei Milben- und Copepodenmännchen); Krüppelhaftigkeit männlicher Feigeninsekten; reduzierte Zwergmännchen parasitischer Isopoden und Copepoden, der Cirripedien, der Rädertiere, des Dinophilus, der Bonellia. Mit körperlicher Rückbildung verbundene zahlenmäßige Elimination der Männchen. Die Männcheneliminationbei freilebenden Nematoden, bei Cypris, Myrmecophila, Phasmiden, Thysanopteren, Copeognathen, Gallwespen und Blattwespen, bei Phyllopoden und bei Psychiden. Isolierte Vorkommnisse von Totalausfall der Männchen bei einzelnen Arten von Tausendfüßlern, Käfern und Fliegen. Ursächliche Faktoren der Männcheneliminationen. Ihr Ausgleich durch Übergang zu Zwittertum oder parthenogenetischer Fortpflanzungsweise. Ausfall beider Geschlechter bei den Süßwasseroligochaeten, ausschließliche ungeschlechtliche Vermehrung derselben. — Reduzierende Einwirkung der Sexualität auf das Soma beider Geschlechter. Schwund der Organe der Nahrungsaufnahme bei den Geschlechtstieren der Eintagsfliegen, vieler Blattläuse, mancher Mikrolepidopteren, Rückbildung des Darmtraktus bei den sexuell vollreifen Neunaugen, Aalen und Comephoriden. Hakenbildung der Lachse. Körperverstümmelungen in Verbindung mit sexueller Vollreife: Abwerfen der Flügel von seiten der Geschlechtstiere der Termiten und Ameisen, der antennalen Schwimmborsten durch einen weiblichen Ostracoden (Philomedes); Abwerfen der mittleren Schwanzborste bei Eintagsfliegen.

Polymorphismus der Geschlechtsformen. Entstehung dimorpher Weibchentypen unter der Wirkung heterogener Fortpflanzungszyklen, bei Gallwespen, Blattläusen, Cladoceren, Rotatorien. Als Beispiel die Geschlechtsformen der Reblaus. Entstehung dimorpher Weibchentypen unter dem Einfluß sozialer Staatenbildung bei den Hymenopteren. Gestaltende Einwirkung der Lebensweise auf die Herausbildung dimorpher Weibchen, bei dem Kleinschmetterling Acentropus niveus. Die Entstehung polymorpher Weibchen auf der Grundlage mimetischer Anpassungen, das Beispiel des Papilio dardanus. Zusammenhang dieses Polymorphismus mit den Vererbungsgesetzen, das Beispiel des Papilio memnon. Sonstige Formen eines ausgeprägten weiblichen Polymorphismus, bei Pieriden, Aeschna-Arten, Schwimmkäfern. — Männlicher Polymorphismus als Ausdruck einer Wandlungsbereitschaft des Typus. Seine äußeren Erscheinungsformen im Sinne hoher und niederer Entwicklungsstufen, als aufsteigende Entwicklung bei Milben, Krebstieren und Insekten, als absteigende Entwicklung in der Flügelreduktion gewisser Insektenmännchen.

Sexuelle Frühreife. Als Ausnahmefall beim Menschen, bei einzelnen wirbellosen Tieren. Als vollwertige, auf Jugendstadien fixierte Sexualität bei den Männchen des Portunion und mancher Cirripedien, bei den Weibchen vieler Milben, bei den pädogenetischen Fliegenlarven (Miastor metroloas). Die Erscheinungen der Dissogonie bei Ctenophoren und Anneliden. Progenese und Neotenie. Neotenische Larven der Frösche und Kröten. Die vollwertigen neotenischen Geschlechtsformen der Tritonen, des Amblystoma mexicanum. Ableitung der Fischlurchen. Weitere Fälle von Neotenie. Die neotenischen Geschlechtstiere der Termiten.

Die Organisation eines tierischen Individuums dient zunächst dem Unterhalt dieses Individuums, seiner Behauptung in und gegenüber der Umwelt, in die es gestellt ist, dient dem Triebe der Selbsterhaltung. In gleicher, ja oft stärkerer Mächtigkeit tritt diesem zur Seite der Fortpflanzungstrieb und zahlreiche Einrichtungen — wir kennen sie aus den bisherigen Darlegungen dieses Buches — sollen einzig und allein seinen Anforderungen Genüge tun. Wohl jeder tierische Körper läßt zur Zeit der Geschlechtsreife in seiner Organisation eine Mischung beider Komponenten erkennen, ihr aktiver Anteil aber an der Ausprägung der äußeren Gestalt ist ein überaus wechselnder. Es können die Faktoren der Sexualität sich beschränken auf die inneren Geschlechtsdrüsen und deren Ausführwege, es kann die Sexualität so übermächtig werden, daß sich ihr der gesamte innere und äußere Körper unterordnet.

Übermächtige Sexualität hat im weiblichen Geschlecht stets ihren Ausgangspunkt in gesteigerter Ovarialtätigkeit. Die Produktion der Eier erfordert zunächst vielfach einen unvergleichlich viel stärkeren Zustrom von Nährstoffen, als ihn der Körper zu seiner bloßen Selbsterhaltung nötig hätte. Wir können das schon ganz deutlich bei den blutsaugenden Culiciden beobachten, wo die Männchen sich im wesentlichen von Blütennektar und Zuckersäften nähren, auch die Weibchen bei dieser Nahrung sehr wohl lange am Leben bleiben können, sie aber zum vollen Ausreifen ihrer Eier durchaus tierisches Blut aufnehmen müssen, sie allein in der Regel daher als Blutsauger auftreten[1]. Sehr viel schärfer tritt das aber hervor, wenn die Weibchen zur Gewinnung notwendiger überreichlicher Nährstoffe sich dauerndem Parasitismus hingeben. Dann pflegt diese Ernährungsform, dienend dem Bedürfnisse weiblicher Sexualtätigkeit, äußere Gestaltsveränderungen eingreifendster Natur hervorzurufen, von denen der zugehörige Männchenkörper wenig oder nichts aufweist. Wir wollen eine geringe Anzahl charakteristischer Beispiele aus verschiedenen Tiergruppen herausgreifen.

Als erstes etwa den uns schon bekannten Rübennematoden Heterodera schachtii[2]. Das Männchen (Fig. 645A) ist in allem ein ganz typischer freilebender, sehr beweglicher Rundwurm von schlankem zylindrischem Körperbau und völlig normaler Nematodenorganisation. Nur während seiner Larvenentwicklung schmarotzt dieses Männchen in den Wurzeln der Zuckerrübe und zeigt dann eine mehr plumpe Körperform. Und diese letztere ist auch der Ausgangspunkt für die gänzlich abweichende Formgebung des weiblichen Körpers (Fig. 645B). Es schwillt dieser durch fortgesetzte unmäßige Nahrungsaufnahme zu einem bauchigen Gebilde an, dessen Turgeszenz schließlich gar die Wurzeloberfläche zum Platzen bringt, sich selbst damit nach außen vortreten läßt. Nun erfolgt

die Begattung und darauf setzt die Produktion der Eier ein, wobei der mächtig aufgetriebene, sackförmig ausgeweitete Darm im Inneren des fast zitronenförmigen Körpers Zeugnis ablegt für die gewaltigen Mengen von Nährsäften, die dem eiererzeugenden Organismus zur Verfügung stehen. Das weitere Schicksal des Wurmes ist uns schon aus dem Inhalt des vorigen Kapitels (S. 641) bekannt.

Es tritt weiter die im Parasitismus sich vollziehende unmäßige Aufnahme gewaltiger Nahrungsmengen ganz unmittelbar in äußerlich wirksame Erschei-

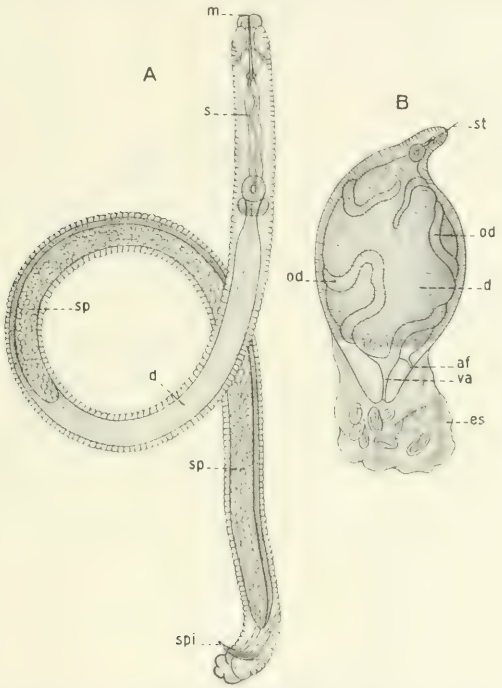


Fig. 645. Die beiden Geschlechter des Rübennematoden Heterodera schachtii: A Männchen, B Weibchen. (Nach STRUBELL[2].) af After, d Darm, es rudimentärer Eiersack, m Mundöffnung, od Eileiter, s Speiseröhre, sp Spermarium, spi Spicula, st Mundstilett, va Vagina.

nung bei den Weibchen einiger Milben[3], bei dem auf Insektenlarven schmarotzenden Pediculoides ventricosus oder bei dem an Wiesengräsern saugenden Pediculopsis graminum. Während da zur Zeit beginnender Geschlechtsreife, während der Kopula etwa, beide Geschlechter durchaus normalen, ähnlichen Körperumfang besitzen (Fig. 646A), schwillt später, nachdem die Männchen längst zugrunde gegangen sind, der Körper der Weibchen, die sich jetzt auf ihrem

Wirtstier oder ihrer Wirtspflanze festgesaugt haben, enorm an zu einer rundlichen Blase (Fig. 646 B) oder einem aufgetriebenen Sack. Und diese Auftreibung verdankt ihre Entstehung dem mit Nährsäften übermäßig sich anfüllenden Darm, erst später nimmt dann den gleichen Raum die innerhalb des mütterlichen Körpers sich entwickelnde Brut in Anspruch.

Stärker und umfassender, vielseitiger sind die Umgestaltungen am weiblichen Körper parasitischer Copepoden[4]. Sie schmarotzen an der Haut, vor allem an den Kiemen von Fischen und das ruft nun eine Stufenfolge von Zuständen hervor, die in allen nur denkbaren Übergängen von dem normalgliedrigen freischwimmenden Krebskörper überführen zu unförmlichen sack- oder schlauchartigen Gebilden. Der Prozeß beginnt mit einer Verschmelzung der Abdominal-

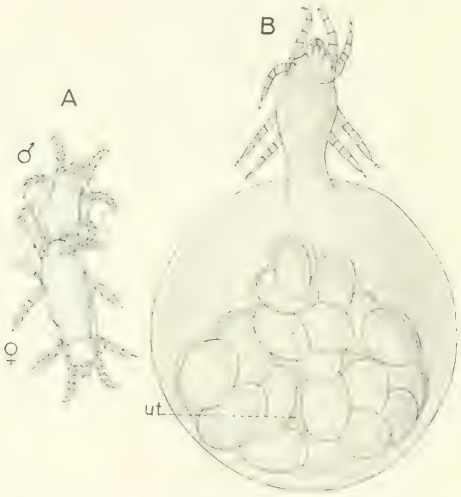


Fig. 646. Pediculoides ventricosus: A Pärchen in Paarungsstellung, B reifes trächtiges Weibchen. (Nach Brucker[3].) ut mit Eiern erfüllter Uterus.

segmente, einer Verkümmerung des ganzen Abdomens, es wird bei anderen von den Veränderungen dann weiter der Thorax ergriffen, es geht auch dessen Gliederung verloren, es werden seine Extremitäten umgebildet, es erleiden mannigfachste Umbildungen endlich auch die Kopfanhänge. Das alles betrifft allein die Weibchen, sie zeigen diese Umbildungen in Verbindung mit einem enormen Wachstum ihres ganzen Körpers, wie es einer übermächtigen Anschwellung der eiererzeugenden Gonaden entspricht, wogegen die Männchen aus anderen Ursachen heraus gerade umgekehrt zu Zwergbildungen hinneigen (vergl. weiter unten S. 665). Einige herausgewählte Beispiele mögen eine Vorstellung davon geben, welch einschneidende Wirkung parasitische Lebensweise, Übernährung

und Überproduktion von Eiern auf die Körpergestalt dieser Krebsweibchen ausüben konnten. Da haben wir bei Chondracanthus cornutus (an den Kiemen von Plattfischen) zum wenigsten noch einen langgestreckten, bilateral symmetrisch gebauten Körper, der freilich bis auf die Abgliederung eines ovalen, mit Antennen und Mundwerkzeugen besetzten Kopfes so gut wie jede weitere Andeutung der ursprünglichen Segmentierung verloren hat (Fig. 647 A); da ist dann weiter bei Chondracanthus triglae (an den Kiemen von Trigla) dieser gleiche Körper in seiner hinteren Hälfte stark verbreitert, mit ringförmig angeordneten knopf- oder stachelartigen Fortsätzen versehen, nach vorn hin halsartig verengt und dann

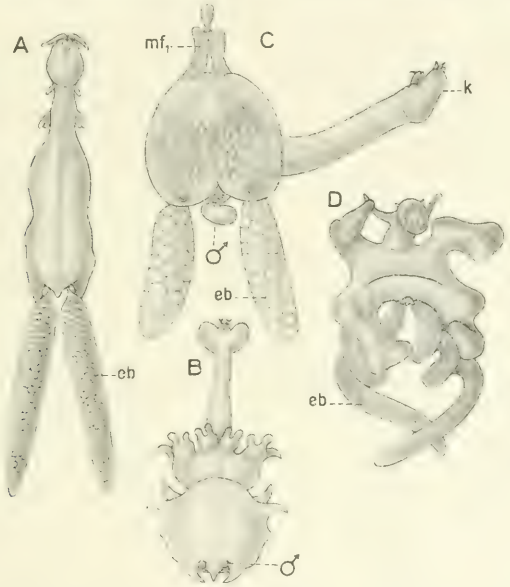


Fig. 647. Weibchenformen schmarotzender Copepoden: A von Chondracanthus cornutus, B von Chondracanthus triglae, C von Anchorella emarginata, D von Diocus gobinus. (A und B nach v. Nordmann[4], C nach Kurz[4], D nach Steenstrup og Lütken[4].) eb Eierballen, k Kopfabschnitt, mf_1 erster Maxillarfuß (zum Klammerapparat umgebildet), ♂ Zwergmännchen.

am Kopf wieder flügelartig erweitert (Fig. 647 B); da sind bei Anchorella emarginata (schmarotzend in der Haut von Alosa vulgaris) Kopfabschnitt und herzförmig gestalteter, aufgetriebener, hinterer Körperteil durch einen langen Hals miteinander verbunden, beide zudem in einen scharfen geknickten Winkel zueinander gestellt (Fig. 647 C); da ist bei Diocus gobinus (auf Cottus gobio) der ganze Körper mit stark gekrümmten, schlauch- oder wurzelartigen Fortsätzen besetzt, so daß jede Symmetrie verloren geht (Fig. 647 D). Es sind eigentlich nur noch die überall zu beiden Seiten dem Abdominalende ansitzenden mächtigen

Eierballen, welche in ihrer gänzlich unveränderten Gestalt an die Copepodennatur erinnern. Den höchsten Grad der Umbildung erreichen dann schließlich wohl die Weibchen der hauptsächlich auf Gadiden schmarotzenden Lernaen und ihrer Verwandten. Da sind im begattungsreifen freilebenden Zustand beide Geschlechter im wesentlichen noch gleich gestaltet, erweisen sich ganz unverkennbar als echte Copepoden (Fig. 648A). Aber während die Männchen nach vollzogener Begattung absterben, treten die Weibchen nachher noch in eine letzte ganz neue Lebensperiode ein, während der sie sich an den Kiemenbögen von Schellfischen festheften und unter enormem Wachstum eine völlige Umgestaltung ihres Körpers durchführen (Fig. 648B, C). Aus der Kopfregion wachsen spitzige Ausstülpungen hervor, deren Enden sich weiterhin aufgabeln und eingesenkt in das Fleisch des befallenen Kiemenbogens als Widerhaken vortrefflich fixierend wirken. Der Hinterleib streckt sich bedeutend in die Länge und erleidet eine eigenartige Doppelkrümmung, verbunden mit einer starken Schwellung der Ovarialregion, so daß von der ursprünglichen Krebsgestalt so gut wie nichts mehr erhalten bleibt. Und während der Hinterleib des Weibchens zur Begattungszeit etwa einen Millimeter lang war, kann er jetzt eine Länge von zwei Zentimetern aufweisen, kann jetzt seine ganze Körpermasse um das Tausendfache an Inhalt zugenommen haben.

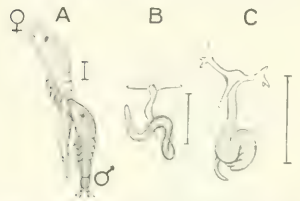


Fig. 648. Entwicklungsreihe von Lernaea branchialis: A Begattungsreifes Pärchen in Kopula, B und C ältere schmarotzende Weibchenformen. (Nach Claus, 1868[1].) Die Striche geben die natürlichen Größen an.

Schmarotzende Lebensweise kann den weiblichen Copepodenkörper nach einer ganz anderen Entwicklungsrichtung hin beeinflussen. Bei Lernaeascus nematoxys[3] weist das kleine, etwa anderthalb Millimeter lange Männchen im wesentlichen noch den typischen gegliederten, mit Extremitäten besetzten Copepodenkörper auf (Fig. 649A), ist das Weibchen dagegen zu einem ganz andersartigen wurmförmigen Geschöpf geworden (Fig. 649B). Wohl läßt sich da am Vorderende noch ein mit Antennen und Mundgliedmaßen besetzter Kopfabschnitt, am Hinterende ein kurzes, in eine Furkalgabel auslaufendes Abdomen feststellen, aber dazwischen dehnt sich ein langgestreckter wurmförmiger Mittelleib aus, dessen Gliedmaßen auf einige Borstenanhänge reduziert sind. Das ganze Tier sieht einem kleinen Nematoden von acht bis zehn Millimeter Länge nicht unähnlich, und ähnlich einem solchen ist auch seine unter leichten Krümmungen des Körpers erfolgende Fortbewegung. Alles das erklärt sich aus der eigenartigen Lebensform, aus dem Aufenthalt in engen Bohrgängen, welche das Weibchen sich in der Haut eines Plattfisches (Solea monochir) unter dessen Schuppen gräbt. Es hat die Bewegung in diesen Gängen sich sogar noch besondere sekundäre Hilfseinrichtungen geschaffen, nämlich Reihen paarig gestellter, schuppenförmiger Chitinplättchen auf Dorsal- und Ventralseite, die im Stemmen gegen die Wände der Miniergänge das Fortgleiten an denselben erleichtern.

Vielleicht noch stärker umgestaltend hat die parasitische Lebensweise eingewirkt auf den Körper der Weibchen einer zu den Pupiparen gehörigen Fliege, des Ascodipteron speiserianum[6]. Beide Geschlechter besitzen zunächst einen durchaus normalen Fliegenkörper, sie unterscheiden sich in wesentlichen äußeren Zügen nur dadurch, daß das Weibchen an Stelle des kurzen männlichen

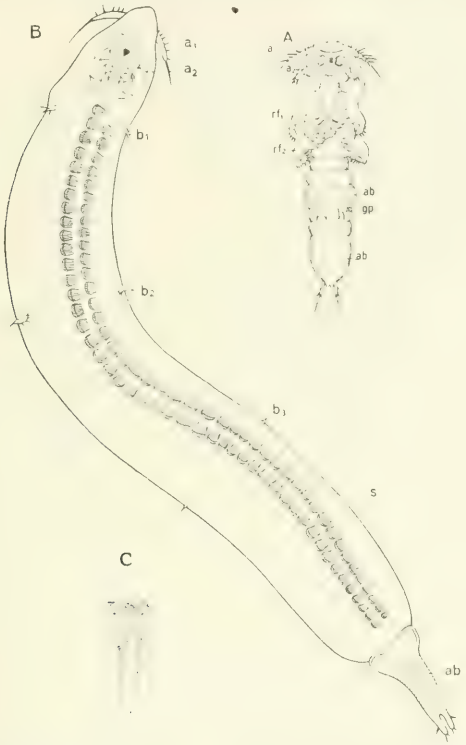


Fig. 649. Organismus von Lernaeascus nematoxys: A des Männchens, B des Weibchens, beide von der Ventralseite; C Männchen in etwa dem gleichen Vergrößerungsverhältnis wie das Weibchen in B. (Nach Claus[5].) $a_{1,2}$ Antennen, ab Abdomen, b_{1-3} borstenartige Extremitätenreste des weiblichen Körpers, gp Genitalplatten, $rf_{1,2}$ Ruderfüße, s schuppenartige Chitinplättchen.

Rüssels ein enorm verlängertes, kegelförmiges, auf der Spitze mit chitinösen Plättchen besetztes Organ trägt (Fig. 650 A, B). Es schmarotzt diese Lausfliege auf dem Körper einer Fledermaus Amboinas, des Miniopterus schreibersi, und in dessen Haut bohrt sich nun das Weibchen nach vollzogener Begattung in der Ohrgegend mit seinem Rüssel ein. Es kommt schließlich in eine tiefe Grube

der Fledermaushaut zu liegen, hat nun Flügel und Beine abgeworfen und besteht jetzt, nachdem es dazu von seiner ursprünglichen Größe von etwa anderthalb Millimetern auf vier bis fünf Millimeter Länge herangewachsen ist, im wesentlichen aus einem mächtig aufgetriebenen Hinterleib, der mit seiner Endspitze aus der Hautgrube hervorragt, über Kopf und Brust am gegenüberliegenden Ende sich weit emporschlägt und sie völlig einhüllt (Fig. 650C), in seinem Inneren nach Art der Pupiparen (vergl. S. 605) eine Larve nach der anderen zur Entwicklung bringt. Der Kopf mit dem Rüssel kann aus der ihn umhüllenden Abdominalfalte jederzeit vorgestreckt werden, also fortgesetzt dem Fledermauskörper die für die Ernährung der Jungen notwendigen Nährstoffe entziehen.

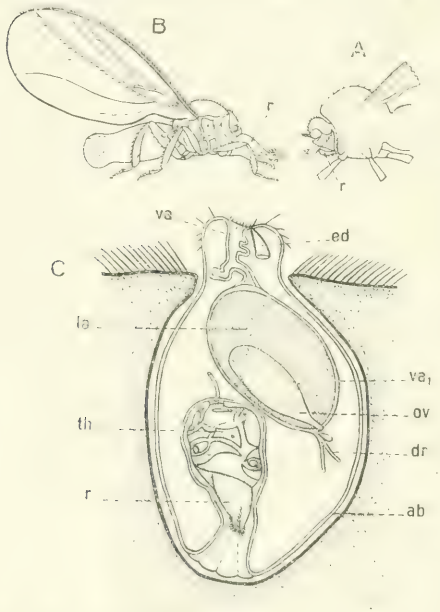


Fig. 650. Geschlechtsformen von Ascodipteron speiseriánum: A Kopf und Thorax des Männchens, B junges Weibchen, C Schnitt durch ein in die Haut der Fledermaus eingesenktes trächtiges Weibchen. (Nach Muir[6].) ab Abdomen, dr Ausführgänge der Nährdrüsen, ed Enddarm, la Larve, ov Ovarium, r Rüssel der Fliege, th deren Thorax, va, va_1 zur Brutkammer umgewandelter innerer Abschnitt der Vagina.

Neben übermäßiger Nahrungsaufnahme wirkt überall bei den genannten Gliedertieren schon formgebend mit eine zumeist nachfolgende Überproduktion von Eizellen. Und diese letztere kann schließlich allein als ausschlaggebender Faktor das Äußere des weiblichen Körpers bestimmen. Weibliche Krätzmilben erscheinen zur Zeit der Geschlechtsreife durch die im Inneren sich häufenden reifen Eier fast kugelig aufgetrieben[7], zu einer mächtigen aufgeblasenen Kugel wird der Hinterleib reifer Weibchen des Sandflohs der Tropen, der Sarcopsylla penetrans[8]. Männchen und unbefruchtete Weibchen dieser Sarcopsylla sind zunächst etwa gleich groß, einen Millimeter lang (Fig. 651A), saugen Blut wie andere Flöhe. Wenn aber dann das Weibchen durch die Begattung befruchtet ist, so bohrt es sich mit Hilfe seiner kräftigen Mundwerkzeuge tief in die Haut des Wirtes, eines Säugetieres oder des Menschen, ein und bleibt hier an der Bohrstelle als stationärer Parasit haften. Nun beginnt sein Leib alsbald anzuschwellen, im besonderen im Bereiche des zweiten und dritten Abdominalsegmentes, bis schließlich

eine erbsengroße, von einer gespannten Chitinhaut überzogene Kugel dem vorderen, kaum veränderten Körperabschnitt ansitzt (Fig. 651B), im übrigen wie dieser bis auf die Hinterleibsspitze tief in der Haut des Wirtstieres vergraben. Zunächst mag wohl die Auftreibung des Abdomens auch hier mit den aufgesogenen Nährsäften zusammenhängen, zumal man an dem Chylusmagen alsdann blinde Fortsätze sich ausbilden sieht, die sich zwischen die Hinterleibsorgane einschieben, fortgeführt bis zu ihrer extremen Erscheinung wird die Umbildung aber vor allem durch die übermächtige Entwicklung der Ovarien, deren reife Eier schließlich das ganze Abdomen erfüllen, so übermäßig erfüllen, daß der Darmtraktus dann einer förmlichen Auflösung zu verfallen scheint und die Körperhülle nach der Ablage der Eier völlig ihren Halt verliert und in sich zusammenfällt.

Bei einem anderen Vertreter der Flöhe, bei der an Huftieren schmarotzenden Vermipsylla alacurt[9], da schwillt gleichfalls unter dem Einfluß der reifenden Eier das Abdomen mächtig an, aber nach einem ganz anderen Prinzip. Da dehnt sich nicht gleichmäßig die Chitinhaut des Abdomens nach allen Richtungen hin,

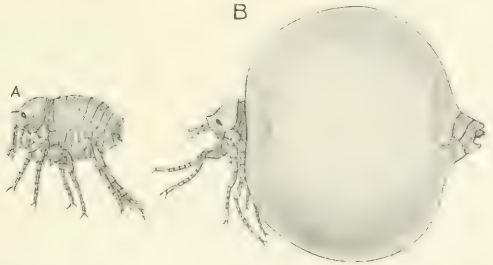
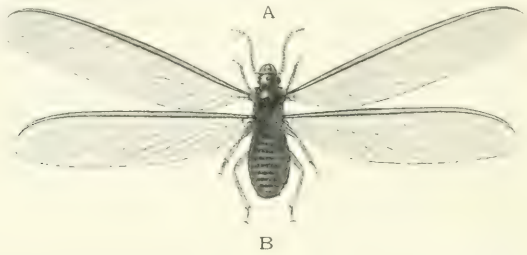


Fig. 651. Weibchen von Sarcopsylla penetrans: A vor der Begattung, B in vollster Geschlechtsreife. (Nach Karsten[8].)

sondern es erfahren allein die Intersegmentalhäute eine solche Dehnung, während die eigentlichen Chitinringe fest und unverändert bleiben, nur weit auseinander gerückt werden. Und das ist nun ein Prinzip, wie es in höchster Ausbildung zur Entfaltung kommt bei dem extremsten Fall solchen Geschehens, bei dem vollreifen Termitenweibchen[10]. Zwar als junges geflügeltes Geschlechtstier besitzt auch dieses noch durchaus den Umfang eines normalen Insektenleibes (Fig. 652A), sowie aber dann die Flügel abgeworfen sind und nach erfolgter Nestgründung die eigentliche Geschlechtstätigkeit einsetzt, dann beginnt der Hinterleib zu wachsen und anzuschwellen. Es dehnen sich unter dem Druck der Eierfülle des Inneren die Intersegmentalhäute und lassen durch ihre durchscheinenden Wände den weißlichen Körperinhalt hindurchleuchten; es wird schließlich aus dem Hinterleib ein lang ausgezogener, weißlicher, bis zu zehn Zentimeter langer Sack, dem förmlich nur noch als Anhängsel die unverändert gebliebenen Kopf- und Thoraxabschnitte vorn aufsitzen und der auf seinen prallgespannten Intersegmentalhäuten die gleichfalls unverändert gebliebenen braunen Segment-

platten wie kleine Striche und Punkte trägt (Fig. 652B). Das Weibchen, das nunmehr zur Königin eines volkreichen Stockes geworden ist, vermag sich jetzt kaum noch zu bewegen, eingeschlossen in die Königinkammer verfügt es für alle seine Bedürfnisse über eine stets hilfsbereite Schar von Termitenarbeitern, es ist zu einer reinen Eierlegemaschine geworden, deren tägliche Leistung dann



bei Termes bellicosus die tausend abgelegten Eiern Termitenweibchen zeigen Fruchtbarkeit und dann Umbildung ihres Hintervicollis beispielsweise legt vier bis sechs Eier, ihr nenswert jemals ange-

Ein ganz anderes Körper mancher Nemasich Platz zur Aufnahme zu schaffen. Zwar gibt men, die sich durch einperwände helfen, wie es magen von Wasservögeln mer tun, deren Weibchen bilde von plattgedrückter diese Kugelform dadurch längsverlaufenden Seitenlinien sich die Körperdes übermächtig zunehgewaltig ausdehnen[12]. Aber

Fig. 652. Zwei verschiedene Ausbildungszustände von Termitenweibchen: A junges geflügeltes Weibchen von Termes spinosus, B voll entwickelte Königin von Termes gilvus. (Nach Desneux[10].)

enorme Zahl von dreißigerreichen kann. Nicht alle übrigens diese enorme auch nicht diese monströse leibes, bei Calotermes fladie Königin täglich nur Leib erscheint kaum nenschwollen[11].

Verfahren schlägt der todenweibchen ein, um in großer Massen von Eiern es auch hier manche Forfache Dehnung ihrer Köretwa gewisse im Drüsenschmarotzende Rundwürstecknadelkopfgroße Gekugelform darstellen und erhalten, daß zwischen den linien, Rücken- und Bauchwände unter dem Druck menden Genitalapparates schon bei dem in Fliegen-

larven schmarotzenden Atractonema gibbosum[13] wird dieser Platz dadurch gewonnen, daß der gesamte Genitalapparat mit seinem Inhalt in eine durch einen Vorfall der Vagina hervorgerufene buckelförmige Auftreibung des weiblichen Körpers verlagert wird, und dies Prinzip findet dann den Höhepunkt seiner Durchführung bei der in Hummelweibchen schmarotzenden Sphaerularia bombi[13]. Die Tierchen leben zunächst im Freien als ganz normal gestaltete Nematoden,

wobei Männchen (Fig. 653 A) und Weibchen sich zunächst in der äußeren Form kaum unterscheiden. Im Freien findet auch noch die Paarung statt und nach dieser beginnt erst das Schmarotzerleben der Weibchen. Sie wandern im Herbst in junge, sich zur Überwinterung anschickende Hummelweibchen ein und zeigen dann alsbald, als erstes äußeres Zeichen der einsetzenden Geschlechtstätigkeit ihres Genitalapparates, eine Vorstülpung und Umstülpung des Vaginalrohres (Fig. 653 B).

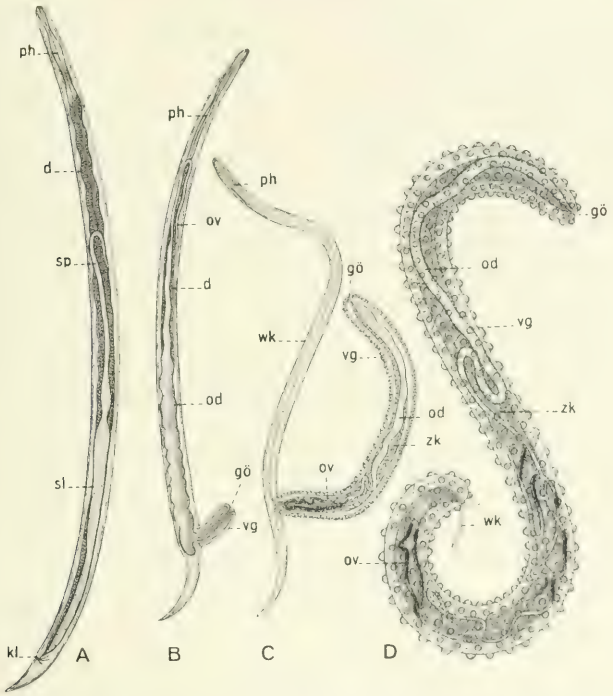


Fig. 653. Die Geschlechtsformen der Sphaerularia bombi: A Männchen, B—D Weibchen auf verschiedenen Entwicklungsstufen. (Nach Leuckart[13].) d Darm, gö weibliche Geschlechtsöffnung, kl männliche Kloakenöffnung, od Eileiter, ov Ovarium, ph Pharynx, sl Samenleiter, sp Spermarium, vg Vagina, wk Wurmkörper, zk fettkörperartige Zellenmasse.

Ist die Vagina gänzlich umgestülpt, so entwickelt sie ein enormes Wachstum und wird aus einem kleinen Zäpfchen von kaum ein Viertel Millimeter Länge zu einem Schlauch von anderthalb Zentimeter Länge und einem Millimeter Dicke (Fig. 653 C, D). Der Wurmkörper wird von diesem Wachstum in keiner Weise berührt, im Gegenteil, er schrumpft zusammen und hängt schließlich nur noch als dünnes Fädchen der vorgestülpten Vagina an (Fig. 653 D). Der größere Teil seines ur-

sprünglichen Inhaltes ist in diese Vagina übergetreten. Es tritt zunächst über der erweiterte Ovidukt, es folgt dann nach das Ovarium, beide unter gleichzeitiger enormer Zunahme ihres Volumens und unter vielfacher Schlingenbildung. Des ferneren ist der Vaginalschlauch erfüllt von einer fettkörperartigen Zellenmasse, die von Elementen des gleichfalls ganz zusammengeschrumpften Darmes herzurühren scheint und massenhaft Reservestoffe in Form fettartiger Flüssigkeitstropfen enthält. Letztere werden zweifellos gewonnen aus den Nährstoffen, die dem Körper des befallenen Hummelweibchens entzogen werden, in solchen Mengen entzogen werden, daß dieses Hummelweibchen in der Regel nicht mehr fähig ist, voll ausgebildete Eier zu produzieren. Desto intensiver geht die Eierproduktion bei dem Schmarotzer weiter, die fertigen Eier werden in die Leibeshöhle des Hummelweibchens abgelegt, wo dann auch die weitere Embryonalentwicklung sich abspielt. Äußerlich erscheint der Vaginalschlauch von sehr stark abgeplatteten polygonalen Zellen bedeckt, deren Kerne durch ihre buckelartige Vorwölbung dem Ganzen ein sehr eigenartiges Aussehen verleihen. Das ist wohl das Äußerste, was ein weiblicher Körper unter dem Einfluß seiner eigenen Geschlechtstätigkeit an Umbildungen erfahren kann, daß er gänzlich aufgeht in seiner eigenen Vagina.

Unter der gewaltigen Körperanschwellung leidet ganz naturgemäß in allen den geschilderten Fällen sehr stark die Beweglichkeit der eierträchtigen Weibchen oder wird gar ganz sistiert. Und das ist eine Folgeerscheinung, die auch schon bei weit geringerer Belastung des weiblichen Körpers sich bemerkbar machen kann. Nirgends wohl deutlicher als bei den geflügelten Insekten, deren Flugfähigkeit ja gerade möglichste Leichtigkeit der Körpermaschine erfordert, durch jede Beschwerung derselben beeinträchtigt werden muß, schließlich unmöglich gemacht werden muß. Und das hat dann die Rückbildung der Flügel zur Folge. Bei einer früheren Gelegenheit (S. 358f.) ist davon schon einmal von einem anderen Standpunkt aus die Rede gewesen, als es sich darum handelte, die Bedeutung einer stärkeren Flugfähigkeit des männlichen Geschlechtes zu beleuchten, es ist damals schon eine größere Zahl von Beispielen angeführt worden, hier mögen an einer besonderen Insektengruppe, an den Schmetterlingen, die mannigfach abgestuften Rückbildungserscheinungen weiblicher Flügel ein wenig schärfer in ihren eigenen Beziehungen erfaßt werden[1]. Zunächst zwar kann noch eine aktive Bewältigung der schweren eiererfüllten Hinterleiber durch Ausbildung eines stärkeren Flugapparates statthaben, wie es der Fall ist bei vielen Spinnern, vor allem etwa bei den Saturniden, deren Weibchen gegenüber ihren Männchen beträchtlich umfangreichere Flügel aufweisen. Zumeist aber hat die Volumzunahme des Abdomens gegenteilige Folgen. Seine Schwere macht den Träger unbeholfen, macht seinen Flug langsam und unsicher, setzt ihn größeren Gefahren aus, läßt es also vorteilhafter erscheinen, diesen Flug möglichst einzuschränken und ihn schließlich ganz aufzugeben. Die Anfänge zeigen uns manche Spinner, wo, etwa bei Ocnogyna parasita (Fig. 654A), die weiblichen Flügel schmaler und kürzer sind als die männlichen. Stärker prägt sich die Rückbildung aus, wenn erhebliche Formunterschiede hinzukommen,

wenn die Wirkungskraft der Flügelflächen dadurch beträchtlich herabgesetzt wird, daß ihre Enden zugespitzt auslaufen (bei Motten der Gattung Chimabacche, Fig. 654B) oder in diesen Endspitzen abgestutzt erscheinen (bei Spannern der Gattungen Hibernia und Cheimatobia, Fig. 654C, D). Das führt zur wirklichen Verkümmerung, wo beide Flügelpaare nur noch kurze Blättchen darstellen (Hibernia aurantiaria, Fig. 654E), wo weiter dann das hintere Flügelpaar ganz fehlen kann (bei der Mottengattung Pleurota, Fig. 654F, oder bei den Spinnern der Gattung Orgyia, Fig. 654G). Bei Orgyia sind dann auch schon die Vorderflügel nur noch als stumpfe lappenförmige Anhängsel vorhanden, auch diese schwinden schließlich und einfache abstehende Haarbüschel und Schuppen deuten allein noch ihre frühere Gegenwart an, so bei Hibernia defoliaria (Fig. 654H). Endlich schwindet auch noch diese letzte Andeutung, und es wird völlige Flügellosigkeit erreicht, wie sie vor allem die meisten Psychiden und die ihnen nahe verwandten Heterogyniden zeigen (Fig. 654J, K). Und um die Bewegungsunfähigkeit ganz zu vollenden, so werden von der Rückbildung schließlich auch noch die Beine ergriffen, sie sind schon klein und stummelförmig bei Heterogynis pennella (Fig. 654K) und bei Orgyia dubia, sie schwinden völlig bei den Psychidengattungen Psyche (Fig. 654L) und Epichnopteryx. Es bedarf kaum der besonderen Erwähnung, daß natürlich auch die von der Betätigung der äußeren Körperanhänge abhängige innere Organisation Rückbildungen erleidet, wie es sich vor allem in der schwächeren Konstitution des weiblichen Thorax äußert, so daß alles zusammenwirkt, um die von der Überfülle ihrer Eierproduktion beschwerten Schmetterlingsweibchen wiederum auf die sexuelle Organisationsstufe einfacher aufgetriebener Eiersäcke herabzudrücken.

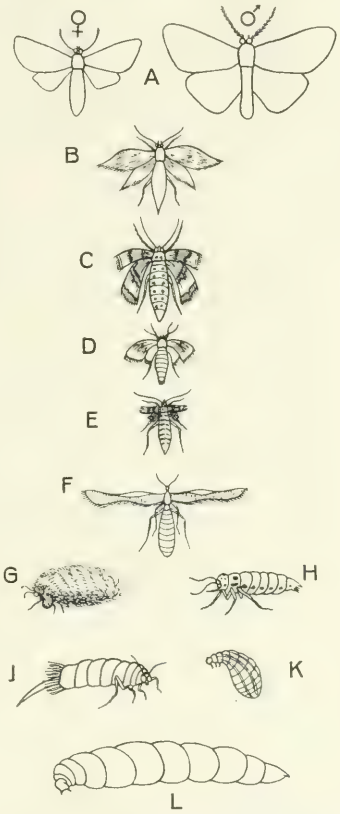


Fig. 654. Stufenfolge der Flügelrückbildung weiblicher Schmetterlinge: A Ocnogyna parasita, B Chimabacche fagella, C Hibernia marginaria, D Cheimatobia boreata, E Hibernia aurantiaria, F Pleurota rostrella, G Orgyia gonostigma, H Hibernia defoliaria, J Fumea intermediella, K Heterogynis pennella, L Psyche graminella. (Nach Knatz[14].)

Es lassen sich solche Reihen auch in anderen Insektenordnungen aufstellen, bei den Phasmiden[15] oder bei den Leuchtkäfern, den Lampyrinen[16], wo beispielsweise die Weibchen von Phausis splendidula noch kurze Flügeldecken zeigen, die dann bei Lampyris noctiluca und bei Phosphaenus gänzlich fehlen. Der Zusammenhang zwischen Eierproduktion und äußerer Körperdegeneration kann um das vielleicht noch ein letztes Mal zu beleuchten wohl nirgends deutlicher sich offenbaren als bei der Fliegengattung Clunio[17], von deren Lebensgewohnheiten wir schon früher (S. 359) einmal sprachen. Die Degeneration der Weibchen prägt sich aus in dem Fehlen der Flügel, in der Verkürzung der Beine; ihre Eierstöcke bringen solche Mengen von Eiern hervor, daß dieselben vor der Ablage nicht nur den ganzen Hinterleib erfüllen, sondern darüber hinaus auch im Thorax sich anhäufen, ja selbst bis in den Kopf hinein sich vordrängen.

Fig. 655. Kopf eines männlichen Cichliden (Geophagus brasiliensis) mit Stirnbeule. (Nach Pellegrin, 1903[18].)

Im männlichen Geschlecht vermag zunächst naturgemäß die auf der Samenproduktion beruhende innere Sexualtätigkeit kaum unmittelbar bestimmend das Äußere zu beeinflussen. Wo etwa derartiges tatsächlich festzustellen ist, da geschieht es mittelbar durch das Sichtbarwerden von Ernährungszuständen, die aufs engste mit dem Eintritt männlicher Vollreife verknüpft sind. Zahlreiche Knochenfische aus den Familien der Labriden und Cichliden[18] zeigen im männlichen Geschlecht eine mehr oder weniger voluminöse Stirnbeule, die im allgemeinen im Niveau der Augen beginnt und sich im Nacken bis zum ersten Rückenflossenstrahl fortsetzt (Fig. 655). Sie ist von Schuppen überdeckt, erscheint von weichlicher Konsistenz und besteht histologisch aus einem sehr dichten zelligen, von Fetteinlagerungen durchsetzten Bindegewebe. Das Organ erreicht das Maximum seiner Entwicklung vor der eigentlichen Laichperiode, stellt also wohl sicher ein Magazin von Reservestoffen dar, die für den alljährlich sich erneuernden Aufbau der erschöpften Spermarien sowie überhaupt für die Ernährung des durch seine geschlechtliche Betätigung stark in Anspruch genommenen Elternkörpers notwendig sind. Ganz entsprechend den wechselnden Perioden der Geschlechtstätigkeit steigt der Ausbildungsgrad dieser Stirnbeule auf und ab, nur bei ganz alten Männchen scheint eine bestimmte Konstanz sich einzustellen.

Damit vergleichbare Bildungen sind die wulstartigen Verdickungen längs des Rückens brünstiger Männchen von Petromyzon marinus[19] oder die Hautschwarten, wie sie in der Rückenhaut männlicher Lachse zur Laichzeit sich

ausbilden[20]. Aus solchen Zusammenhängen heraus verständlich wird vielleicht auch die eigenartige Gestaltung der Stirnfläche männlicher Schnabelwale (Hyperoodon rostratus)[21]. Bei den Weibchen liegt da vor den Kopfknochen eine Höhlung, welche kleine Mengen eines farblosen Öls, des sog. Walrats (Spermaceti) enthält. Bei den Männchen wird diese Höhlung exzessiv vergrößert durch zwei seitliche, vertikal auf dem Oberkieferknochen sich erhebende, knöcherne Längskämme, die an ihrer oberen Kante sich bis zur gegenseitigen Berührung ausbreiten und so äußerlich den eigentümlichen, mit flacher Vorderfläche steil abfallenden Stirnbuckel hervorrufen (Fig. 656A). In den Höhlungen dieses Buckels sammelt sich dann der Walrat als ein Klumpen fettartiger Substanzen an. Es dienten die Knochenwülste demnach gewissermaßen zur Bildung eines Behälters für die Aufnahme großer Massen von Reservestoffen; ob sie daneben noch als Stoß- oder Schlagwaffen bei den Kämpfen der Männchen untereinander Verwendung finden, wie man es als Vermutung ausgesprochen hat[22], wird erst die weitere Erforschung der Lebensgewohnheiten dieser Wale klarstellen können. Einen

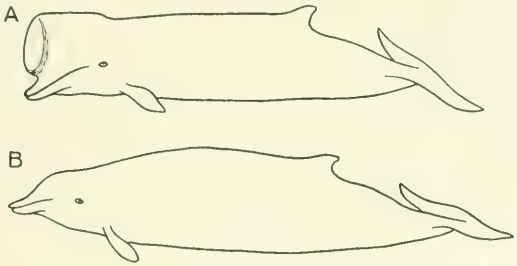


Fig. 656. Männchen (A) und Weibchen (B) von Hyperoodon rostratus. (Nach Gray[21].)

gewaltigen, durch Knochenkämme gestützten Walratbehälter stellt übrigens auch die enorm aufgetriebene Stirnfläche der Pottwale dar, sexuelle Differenzen scheinen aber da nicht zu bestehen.

Nirgends in allen diesen Fällen gewinnt die samenbereitende Tätigkeit der Spermarien selbst äußere Ausdrucksform, so wie es etwa die von Eiern erfüllten Ovarien der Weibchen zu tun vermochten, formgebend wirksam für diese Männchen sind allein die den Höhepunkt der Geschlechtsreife andeutenden Ernährungszustände. Und doch vermag auch die männliche Sexualität in ihren gröbsten, an die Gegenwart und Wirksamkeit des Genitalapparates geknüpften Eigenschaften das ganze Wesen eines männlichen Organismus auszufüllen und alles andere zurückzudrängen. Das dann aber freilich nicht auf positivem Wege durch Umgestaltung vorhandener Organisation, sondern als Folge eines negativen Prozesses, als Folge einer Rückbildung der nichtsexuellen Körperteile männlicher Individuen. Es führen uns derartige Vorgänge von einer bloßen Reduktion der Körpergröße über eine sich steigernde Vereinfachung der Gesamtorganisation zu männlichen Wesen, die schließlich kaum noch viel mehr als Spermarienbehälter

repräsentieren und als solche dann gewißlich männliche Sexualität in höchster Potenz dokumentieren, zumal wenn daneben das ableitende Begattungsorgan wenig oder gar nichts von seinen ursprünglichen Dimensionen einbüßt.

Geringere Größenunterschiede finden sich überaus häufig und in wechselndem Verhältnis zwischen beiden Geschlechtern, sie gewinnen schließlich den markanten Ausdruck auffälliger äußerer Geschlechtsmerkmale. Merklich kleiner und schmächtiger von Gestalt erscheinen im Vergleich zu ihren Weibchen die Männchen der Nematoden, die Männchen der Daphniden (vergl. zueinander Fig. 355,

Fig. 657. Weibchen (oben) und Männchen (unten) von Epeira nigra. (Nach Vinson[23].)

S. 361 und Fig. 565, S. 564), die Männchen vieler Spinnen. Bei letzteren begegnen wir schon direkten Zwergmännchen, wie bei der Epeira nigra von der Insel Réunion[23], wo das schwärzlichblaue Weibchen nicht weniger als fünfundvierzig Millimeter mißt, das kastanienbraune Männchen dagegen kaum fünf, mithin ersteres sein Männchen um das Fünfhundert- bis Achthundertfache an Volumen übertrifft (Fig. 657). Das Männchen hält sich mit Vorliebe auf dem Körper des

Weibchens auf, wo es insbesondere auf dessen Rücken vor allen Bedrohungen seitens seiner Gefährtin sicher ist, wo es zugleich jederzeit, wenn das Weibchen sich willfährig zeigt, zur Begattung zur Stelle ist. Die Kleinheit bringt dem Männchen also zweifellos gewisse Vorteile bei der Durchführung seiner Lebensaufgaben. Und so erklären Einflüsse äußerer Lebensbedingungen auch die Herausbildung der auffallenden Zwerggestalt, wie sie die Männchen eines kleinen Taschenkrebses zeigen. In Korallenstöcken der Umgebung der Andameninseln lebt eine Krabbe, der Cryptochirus dimorphus[24], im Inneren zylindrischer Höhlungen, die in ihrem hinteren Teile zur Aufnahme des Krebskörpers verbreitert sind, nach außen hin aber so stark sich verengen, daß der Bewohner seinen Körper wohl daraus vorstrecken, nicht aber völlig hindurchschieben kann. Es ist der Bewohner also an seine Wohnröhre gebannt, wenigstens so weit er ein weibliches Tier repräsentiert. Denn ein solches ist es allein, das man als ständigen Insassen der Röhren antrifft. Mit ihm vergesellschaftet findet man dann zu Zeiten ein Männchen. Dasselbe ist viel kleiner, etwa einundeinviertel Millimeter groß gegenüber der weiblichen Körperlänge von fünfeinhalb Millimetern. Es kann dieses kleine Männchen also ungestört von Röhre zu Röhre, von einem Weibchen zum anderen wandern und bei ihnen eindringend die Begattung vollziehen. Man begegnet ihm, wie es sich angeklammert hält an die Ventralseite des Weibchens (Fig. 658), dessen ganzes Abdomen im übrigen mit seinem häutigen Randsaum eine Art Bruttasche für die abgelegten Eier bildet. Zwergmännchen treten auf unter Mollusken. Eine prosobranchiate Meeresschnecke, die Lacuna pallidula[25], weist neben den bis zu dreizehn Millimeter großen Weibchen kaum vier Millimeter große Männchen auf (Fig. 659); in der Cephalopodenfamilie der Philonexiden[26] (Ocythoe, Argonauta, Tremoctopus) sind die Männchen stets sehr viel kleiner als die Weibchen, sie messen zumeist nur wenige Zentimeter gegenüber den zwanzig bis dreißig und noch mehr Zentimeter großen Weibchen (Fig. 660). Überall in diesen Fällen sind aber die Männchen trotz ihrer geringen Größe vollwertige Vertreter ihrer Sippe und wenn sie bei Argonauta so ganz anders aussehen als die Weibchen, so hängt das damit zusammen, daß hier das Weibchen sekundär verändert erscheint, eine besondere kahnförmige, spiralig eingerollte Schale erworben hat, die es mit membranösen Verbreiterungen seiner Dorsalarme stützt und in der es seinen Körper, wie auch vor allem seine Brut birgt[27].

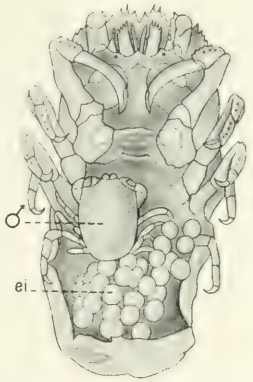


Fig. 658. Ventralansicht eines Weibchens von Cryptochirus dimorphus, mit angeklammertem Männchen (♂) und abgelegten Eiern (ei). (Nach Henderson[24].)

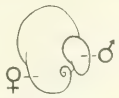


Fig. 659. Weibchen (♀) und Männchen (♂) von Lacuna pallidula. (Nach Pelseneer[25].)

Zur Größenreduktion tritt dann eine Rückbildung der äußeren und inneren Organisation hinzu. Eine solche braucht freilich nicht von vornherein und not-

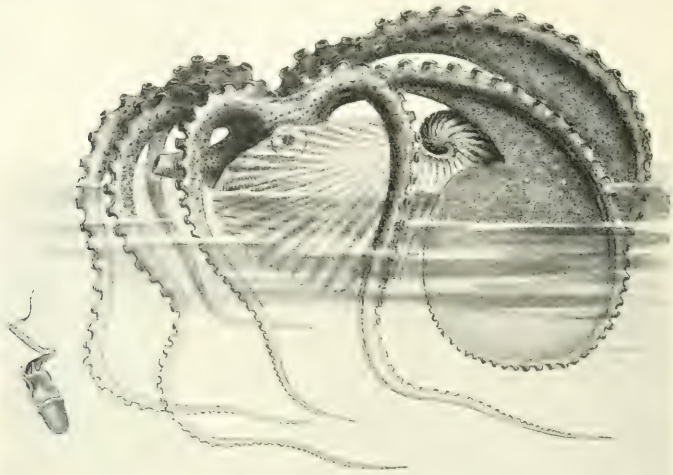


Fig. 660. Weibchen (rechts) und Männchen (links unten) von Argonauta argo. (Nach Verany[26] und Jatta[26].)

wendig an erstere gebunden zu sein. Es verkümmern bei manchen Milben, wie etwa bei der oben bereits in anderem Zusammenhange besprochenen Pediculopsis graminum, die Mundwerkzeuge der Männchen so vollständig, daß diese keine Nahrung mehr aufzunehmen vermögen[28], es bilden sich in ähnlicher Weise bei den Männchen mancher pelagischer Copepoden[29], bei Copilia und Lubbockia, Mandibeln und Maxillen stark zurück, es erleiden an allen Teilen ihres Körpers eine fast krüppelhafte Umgestaltung die Männchen der Feigeninsekten[30]. Auch das steht in engstem Zusammenhang mit der Lebensform. Die Feigeninsekten gehören der Hymenopterenfamilie der Chalcidier an und als solche weisen die Weibchen, etwa der Blastophaga grossorum Italiens (Fig. 661A), eine völlig normale

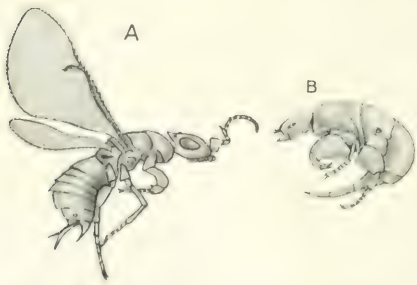


Fig. 661. Weibchen (A) und Männchen (B) von Blastophaga grossorum. (Nach Mayer[30].)

Schlupfwespengestalt auf. Sie setzen ihre Eier in den Fruchtständen der wilden Feigen zwischen den männlichen Blütenknospen ab, was dann die Umbildung dieser letzteren zu gallenartigen Larvenbehältern zur Folge hat. Die neu schlüpfenden Weibchen müssen naturgemäß befähigt sein, neue Feigenfrüchte mit neuer Brut zu belegen, daher ihre in nichts beeinträchtigte Körperform. Anders die Männchen. Ihre Aufgabe besteht allein in der Begattung der Weibchen, und diese Aufgabe läßt sich an dem gemeinsamen Geburtsort beider Geschlechter, im Inneren des Blütenstandes restlos erfüllen. Sie kommen aus ihren Gallen hervor als wahrhaft krüppelartige Geschöpfe (Fig. 661B). Es fehlen ganz die Flügel, am Kopf sind von Mundwerkzeugen nur starke Mandibeln erhalten, sind von Sinnesorganen Fühler und Augen sehr viel schwächer entwickelt als beim Weibchen, der Hinterleib ist ein weichhäutiges Rohr, dessen Segmente fernrohrartig ein- und ausgeschoben werden können. Und um jegliches Ebenmaß des normalen Insektenkörpers völlig zu zerstören, ist der Prothorax mit seinen Extremitäten übermäßig stark ausgeprägt. Die starken Mandibeln dienen den Männchen dazu, sich durch die harte Schale ihrer Gallen hindurchzunagen; sie gelangen so in das Innere des Feigenfruchtstandes, kriechen darin unbeholfen umher auf der Suche nach Gallen mit weiblichen Insassen, nagen derartige Gallen, sich mit ihren vorderen Thorakalbeinen fest auf sie stützend, von außen an und gewinnen so die Möglichkeit, an den noch in ihrer Galle befindlichen Weibchen die Begattung zu vollziehen, dies mit Hilfe ihres lang ausstreckbaren Hinterleibes, den sie in das durch ihre Bemühungen in der Gallenwand entstandene Loch einschieben. Erst dann schlüpfen auch die Weibchen aus, nachdem sie ihrerseits das Bohrloch erweitert haben, bahnen sich einen Weg aus dem Fruchtstand heraus und suchen neue jüngere Fruchtstände zum Ablegen der Eier auf, während die Männchen nach vollendeter Betätigung an Ort und Stelle zugrunde gehen. Ihr gesamter krüppelhafter Körper stellt also eine vollkommene Anpassung an das kurze Leben innerhalb der Feigenfruchtstände dar. Es erreicht diese Anpassung ihren Höhepunkt bei einigen brasilianischen Feigeninsekten, wie andererseits unter diesen auch noch männliche Formen mit Flügelspuren und besser entwickelten Mundteilen auftreten.

Zumeist sind aber nun derartige Rückbildungserscheinungen, wie sie die Feigeninsekten zeigen, aufs engste verknüpft mit gleichzeitiger Größenreduktion. Das führt zunächst wiederum zu männlichen Miniaturformen, aber jetzt zu solchen, die mehr und mehr von dem Normaltypus sich im Sinne einer rückschreitenden Umbildung entfernen. Die Anfänge davon zeigen uns etwa die Männchen schmarotzender Isopoden, der Cryptoniscinen und der Bopyrinen[31]. Während da die Weibchen, wie wir früher (S. 554ff.) schon erfuhren, unter Ausbildung komplizierter Brutpflegeeinrichtungen zu voluminösen Körpern anschwellen, bleiben die Männchen winzig kleine Geschöpfe von ein bis zwei Millimeter Länge, die wohl noch unverkennbaren Isopodencharakter tragen, in diesem aber ebenso unzweifelhafte Zeichen der Rückbildung aufweisen. Ihrer Natur nach sind sie langsame träge Wesen, die fast schmarotzend auf dem Körper ihrer weiblichen Gefährtinnen sich aufhalten, angeklammert an deren Hinterleibs-

segmente und -anhänge (vergl. Fig. 554). In einem gewissen Larvenstadium, dem sog. Cryptonisciumstadium, entsprechen Form und Gliederung des Körpers, Zahl der Extremitäten noch durchaus der normalen Isopodennatur (Fig. 662A), dann aber werden die Kopfanhänge rudimentär, gehen die Abdominalextremitäten, häufig zusammen mit der letzten Thorakalextremität, verloren (Fig. 662B), können bei manchen Formen (Prodajus) die Abdominalsegmente miteinander verschmelzen, entwickelt sich bei Priapion (Fig. 176, S. 196) ein mächtiges Begattungsglied. Kurz allenthalben erleidet die Normalgestalt Einbußen ihres ursprünglichen Charakters, die Miniaturmännchen sind zugleich nicht mehr vollwertig organisierte Vertreter ihrer Gruppe.

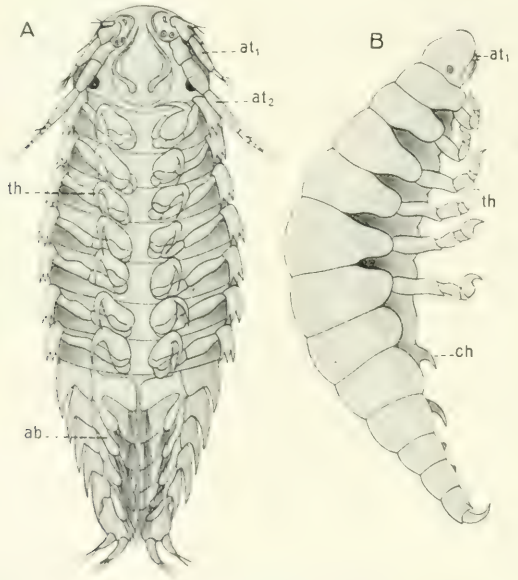


Fig. 662. Männchen von Portunion kossmanni: A im Cryptoniscium-Stadium von der Ventralseite, B als reifes Stadium im Profil. (Nach Giard et Bonnier[31].) ab Abdominalextremitäten, at Antennen, ch abdominale Chitinhaken, th Thorakalextremitäten.

Tiefer hinein in Rückbildungszustände führen uns die Zwergmännchen parasitischer Copepoden. Da läßt sich zunächst ein ähnlicher Zusammenhang feststellen wie bei den parasitischen Isopoden, es bleiben die Männchen an Größe zurück hinter den durch die Brutpflege in Anspruch genommenen Weibchen. Sie erscheinen zuweilen nur dadurch in ihrer Organisation vereinfacht, daß sie nichts von den Umbildungen mitmachen, welche der Weibchenkörper im Zusammenhang mit seinen Brutorganen erfährt. So beispielsweise bei ascidien-

bewohnenden Copepoden, deren Weibchen wir früher (S. 566) schon eingehend besprochen haben, jetzt im besonderen bei den Notodelphyiden[32]. Zunächst weisen beide Geschlechter den gleichen schlanken Copepodenkörper auf, dann aber wächst das Weibchen über den männlichen Körper hinaus, zugleich entwickelt es in zunehmendem Maße flügelförmige, langzipfelige Rückenlappen, welche sein Aussehen von Grund aus modifizieren (Fig. 663). Das im wesentlichen unverändert gebliebene Männchen erscheint jetzt tatsächlich, angeklammert an den Körper des Weibchens, nur noch als Zwergmännchen von vereinfachter Organisation (Fig. 663A, B).

Wirkliche Rückbildungen erleiden aber dann die Männchen der an Fischen als Ektoparasiten schmarotzenden Copepoden[33]. Während da die Weibchen

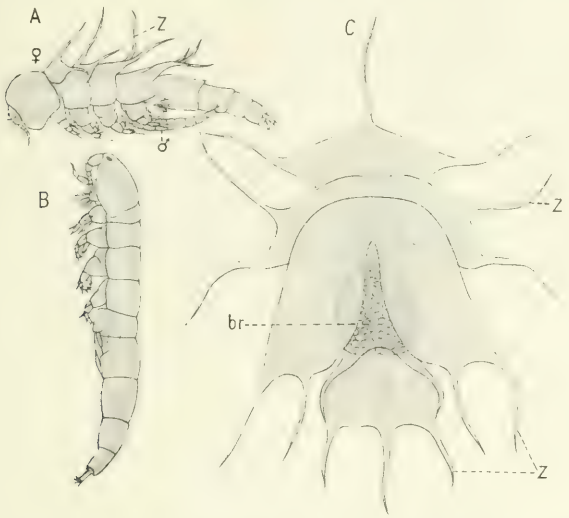


Fig. 663. Die Geschlechter von Notopterophorus papilio: A Pärchen in Kopula, B ausgebildetes Männchen, C ausgewachsenes Weibchen in Dorsalansicht. (Nach Giesbrecht[32].) br Brutraum, z zipfelförmige Fortsätze der Rückenlappen.

unter starker Größenzunahme die merkwürdigen Umgestaltungen erfahren, wie wir sie vor kurzem (S. 648ff.) erst kennen lernten, behalten die Männchen im allgemeinen ihren Copepodencharakter getreuer bei. Aber sie erscheinen gegenüber den riesigen Weibchen als wahrhaft winzige Geschöpfe von durchschnittlich kaum mehr als ein bis zwei Millimeter Körperlänge, und wenn man sie am Körper ihrer Weibchen in der Nähe der Genitalsegmente angeklammert findet, so machen sie viel eher den Eindruck eines fremden parasitischen Anwohners als den des eigenen vollwertigen Geschlechtsgenossen (Fig. 647). Die Hauptabschnitte des Copepodenkörpers lassen sich in der Regel wohl noch feststellen (Fig. 664A), es

sind auch die Mundwerkzeuge in verschiedenen Ausbildungsgraden noch vorhanden, die Antennen sind zu Klammerorganen geworden, das gleiche gilt nicht selten von den Kieferfüßen. Dagegen sind sehr stark reduziert die Thorakalbeine, und es fehlen ganz die Abdominalextremitäten. Schließlich kann aber auch die Körperform des Copepoden verloren gehen, wie beispielsweise bei Anchorella, wo ein Rückenschild den ganzen ungegliederten Körper samt seinen Extremitäten von oben her deckt (Fig. 664B). Auffälliger als sonst treten dagegen die Genitalorgane hervor, im Inneren die Hoden mit Spermatophorenbehälter und muskulösen Ausführgängen, nach außen hin vorstülpbare Genitalpapillen, auf denen die Mündungen der Geschlechtsgänge gelegen sind. Ein After scheint vielfach zu fehlen.

Trotz aller dieser positiven Rückbildungen könnte man immerhin auch für das Zustandekommen der Zwergform der Copepodenmännchen nicht zum wenigsten die anormale Überentwicklung der Weibchen mit verantwortlich machen, deren Riesenmaß gegenüber die Männchen eben einfach auf einer ursprünglicheren, natürlicheren Größenstufe zurückbleiben. Ganz in Wegfall

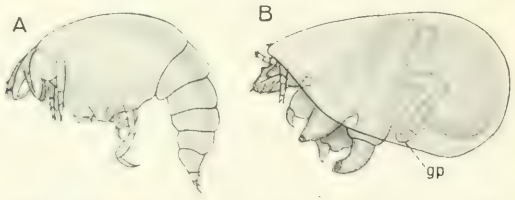


Fig. 664. Zwergmännchen parasitischer Copepoden: A von Diocus gobinus, B von Anchorella emarginata. (A nach Steenstrup og Lütken[4], B nach Kurz[4].) gp Genitalpapille.

kommt aber nun dieses Moment bei einer anderen Gruppe niederer Krebstiere, bei den festsitzenden Cirripedien[31]. Hier begegnen wir bei den Gattungen Scalpellum und Ibla sowie bei den Abdominalien einer wahrhaften, schrittweise sich vollziehenden Rückbildung der Männchen in Größe und Organisation, einer Rückbildung, die keinerlei Beziehungen mehr zu irgendwelchen Lebensbedingungen aufweist, einer Desorganisation, die ganz offensichtlich selbständigen letzten Zielen zustrebt, einer Ausmerzung der von ihr ergriffenen Individuen. In den Bereich der Möglichkeit ist diese Ausmerzung des einen Geschlechts dadurch gerückt, daß ihm als Geschlechtspartner schließlich nicht mehr reine Weibchen gegenübertreten, sondern Zwitterformen. Wir haben die Herausbildung dieses Verhältnisses schon bei einer früheren Gelegenheit (vergl. S. 67ff.) ausführlich erörtert, hier müssen wir, zum Teil an bereits dort Gesagtes anknüpfend, uns noch etwas näher mit der Organisation dieser reduzierten Männchen beschäftigen. Die Gattung Scalpellum lehrte uns schon nach der früher gegebenen Darstellung (vergl. Fig. 59) die allmähliche Auflösung der normalen Männchenorganisation, neben der Größenreduktion das fortschreitende Schwinden der charakteristischen äußeren Kalkplatten, die Verwischung der äußeren Form. Arten wie

Scalpellum villosum und peroni lassen uns noch den normalen Gattungstypus deutlich erkennen, dann aber geht dieser völlig verloren und an seine Stelle treten schlauch- oder sackförmige Gebilde, die zugleich auch eine sehr weitgehende Vereinfachung der inneren Organisation erkennen lassen. Da erscheint beispielsweise das Männchen von Ibla quadrivalvis nur noch als langer dehnbarer Schlauch (Fig. 665A), der an seinem einen schmäleren Ende auf einer ampullenartigen Auftreibung wohl noch die beiden Haftantennen mit den Ausführgängen gut entwickelter Zementdrüsen trägt, an seinem gegenüberliegenden verbreiterten Ende aber den ursprünglich das ganze Tier einschließenden Mantel nur noch als kapuzenartige Falte in Spuren erkennen läßt, vom Thorax nichts mehr weiter als einen ungegliederten Vorsprung, von den Extremitäten nur noch einige Paare mehr oder weniger reduzierter Cirren aufweist. Von der inneren Organisation läßt sich ein Darmrohr wohl in seinen Hauptteilen feststellen, aber dasselbe ist nur noch von stark abgeplatteten Epithelien ausgekleidet, scheint nicht mehr geeignet zu sein zu einer wirklichen Verarbeitung von Nahrungsstoffen, was bei manchen anderen Formen, wie den ähnlich gestalteten Männchen von Ibla cumingi, durchaus noch der Fall ist. Das Nervensystem besteht aus einem rundlichen oberen Schlundganglion und einem länglichen Thorakalganglion, vorhanden ist als Auge ein einfacher Pigmentfleck. Mächtig entwickelt ist allein der männliche Genitalapparat. Zahlreiche birnförmige Hodenläppchen führen in eine sehr voluminöse Samenblase, die durch einen engen Gang auf der Spitze eines höckerartigen Vorsprunges ausmündet. Noch weiter rückwärts in der Vereinfachung führt das Männchen von Scalpellum luteum (Fig. 665B). Ein sackartiger, von reihenförmig gestellten Chitinborsten besetzter Körper trägt wiederum basalwärts zwei Antennen nebst Zementdrüsen, gegenüber eine rundliche Öffnung, die in eine tiefe Einsenkung, den rudimentären Mantelraum, führt. Die Umwallung des Mantelraumes läßt noch Reste der Kalkplatten erkennen, aus seinem Grunde erhebt sich zapfenartig der Thorax, besetzt von langen Borsten, den Rudimenten der Extremitäten. Der Darmkanal fehlt jetzt vollständig. Im übrigen wird neben dem vereinfachten Nervensystem nahezu das gesamte Körperinnere eingenommen von dem mächtigen männlichen Genitalapparat, von den voluminösen Spermarien und der großen unpaaren Samenblase, die auf dem thorakalen Vorsprung nach außen führt.

Den höchsten Grad der Rückbildung zeigen uns die Männchen der Abdominalien, von denen wir als Beispiel Alcippe lampas herausgreifen wollen. Die Weibchen leben eingebohrt in die leeren Kalkgehäuse mariner Schnecken und zeichnen sich vor allem durch eine übermächtige Entwicklung des Mantels aus, der zunächst den eigentlichen Körper mit Kopf und Thorax bis auf eine schlitzförmige Spalte einhüllt, sich dann aber im hinteren Teil zu einer mächtigen, der Aufnahme der Ovarien dienenden scheibenförmigen Bildung, dem sog. Diskus, verbreitert (Fig. 666A). Diesen Weibchen von etwa zwölf Millimeter Länge stehen nun wiederum gegenüber winzige, kaum über einen Millimeter große Zwergmännchen von ganz anderem Aussehen (Fig. 666B). Sie besitzen ungefähr die Gestalt einer bauchigen zartwandigen Flasche, der ein gebogener

Halsabschnitt, in stumpfen Winkel dazu gestellt, aufsitzt. Von der ursprünglichen äußeren Cirripediennatur sind nur erhalten die beiden Haftantennen, welche von höckerartigen Auftreibungen der Halsbasis entspringen. Der Flaschenteil ent-

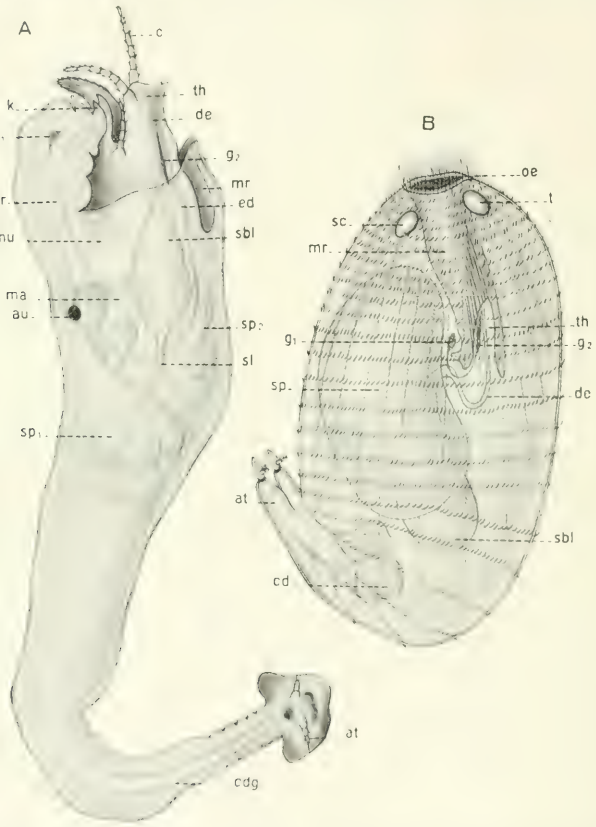


Fig. 665. Zwergmännchen von Ibla quadrivalvis (A) und von Scalpellum luteum (B). (Nach Gruvel, 1902[31].) at Haftantennen, au Auge, c Cirren, cd Zementdrüsen, cdg deren Ausführgang, de Ausführgang der Samenblase, ed Enddarm, g_1 oberes Schlundganglion, g_2 Thorakalganglion, k Kauwerkzeuge, ma Magen, mr Mantelraum, mu Muskel, oe äußere Mantelöffnung, sbl Samenblase, sc Scutum (Kalkplatte), sl Samenleiter, sp Spermarien, sr Speiseröhre, t Tergum (= Kalkplatte), th Thorax.

spricht im wesentlichen dem Mantel, er ist in eine Grube der Mantelmasse des weiblichen Körpers tief eingesenkt und enthält Hoden, Samenblase und Samenleiter. Der eigentliche Körper wird dargestellt durch die Halsregion, sie erscheint

als Träger des Begattungsgliedes. Und dieses selbst ist ein langes, dünnes, muskulöses Rohr, das von einer besonderen Scheide, dem Reste der ursprünglichen Mantelhöhle, umschlossen wird, in diese Scheide bald ganz zurückgezogen, bald weit aus ihr vorgestreckt werden kann. Von sonstiger Organisation wären nur noch ein einziges Ganglion und ein Augenfleck zu erwähnen, alles übrige, auch jede Spur eines Darmkanals, fehlt völlig. Hier haben wir — und das gleiche gilt für die Zwergmännchen verwandter Formen wie Cryptophialus und Lithoglyptes — wahrlich einen männlichen Körper in höchster Ausprägungsstufe seines Ge-

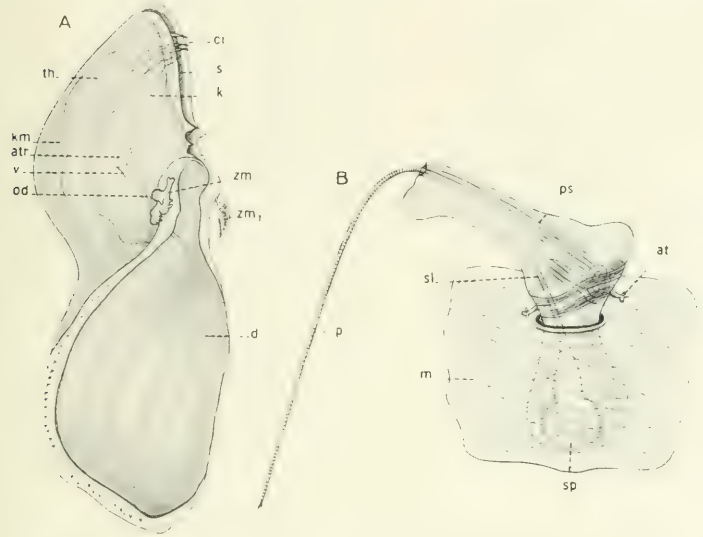


Fig. 666. Die Geschlechter von Alcippe lampas: A Weibchen, B in den Mantel des Weibchens eingesenktes Zwergmännchen bei stärkerer Vergrößerung. (Kombiniert nach Darwin, 1854[34] und Berndt, 1903[34].) Zu A: atr Atrium der Vagina, ci Cirren, d Diskus des Mantels, k Kopfabschnitt, km den Körper umschließender Mantelteil, od Eileiter, s äußerer Mantelschlitz, th Thorax, v Vaginalöffnung, zm Zwergmännchen, zm_1 ein solches im Larvenzustand. Zu B: at Haftantenne, m Hautstück des weiblichen Manteldiskus, p Penis, ps als Penisscheide dienender Mantelraum, sl Samenleiter, sp Spermarium.

schlechtes vor uns, reduziert auf das allein Wesentliche, auf die samenbereitenden und -ausführenden Organe, auf die mechanischen Hilfsmittel der Samenübertragung.

Es finden sich diese Männchen bald in der Einzahl, bald in der Mehrzahl — bei Scalpellum stearnsi hat man gleichzeitig über hundert solcher Zwergmännchen an einem Weibchen beobachtet — am Mantel der Weibchen oder Zwitter fixiert. Bei Scalpellum sitzen sie zumeist an der zwischen den beiden als Scuta bezeichneten Schalenstücken gelegenen Mantelstrecke (vergl. Fig. 59D,

S. 68), eingesenkt in ein daselbst gebildetes Säckchen und befestigt mit Hilfe des Sekretes ihrer Zementdrüsen. Bei Alcippe lampas sind sie an den aufgewulsteten Randpartien des Diskus unmittelbar unterhalb des Mantelschlitzes zu finden, hier direkt in die Mantelmasse eingebettet (Fig. 666), und bei Ibla endlich trifft man sie innerhalb der Mantelhöhle (Fig. 667), auch hier mit ihrem verjüngten stielartigen Körperende in eine Vertiefung der inneren Mantelfläche eingelassen, durch das Sekret der Zementdrüsen mit ihr verbunden. Der Aufenthalt auf oder in den Weibchen bez. Zwittern erleichtert den Männchen außerordentlich ihre einzige Aufgabe, nämlich ihr Sperma in die Mantelhöhle des Weibchens zu ergießen, wo es dann durch den Wasserstrom den Eiern zugeführt wird. Diejenigen Männchen, welche noch die normale Cirripedienform gewahrt haben und als solche mit dem typischen Begattungsorgan derselben ausgerüstet sind — Scalpellum villosum, peroni gehören hierher —, derartige Männchen sitzen zumeist etwas entfernter von dem Mantelschlitz, den sie schließlich doch noch mit ihrem ausgestreckten Penis erreichen können; solche mit reduziertem Penis — die Männchen von Scalpellum vulgare und luteum, der Ibla-Arten — finden sich dagegen entweder direkt am freien Rand des Mantelschlitzes oder an der Mantelinnenseite fixiert, von wo aus sie ihr Sperma ja ganz unmittelbar in die Mantelhöhle ejakulieren können. Eine wirkliche Begattung vermögen wohl nur die mit überaus lang ausstreckbaren Begattungsorganen versehenen Männchen der Abdominalien auszuführen. Bei Alcippe kann der in ständigen gleitenden und zuckenden Bewegungen begriffene Penis sich auf das Dreieinhalbfache, bei Cryptophialus gar auf das Neunfache der männlichen Körperlänge ausstrecken, und dann vermag er wohl von außen her (vergl. Fig. 666A) zwischen den Lippenrändern des Mantelschlitzes hindurch mit seiner Spitze den Eingang des weiblichen Geschlechtsatriums zu erreichen und hier das Sperma abzusetzen.

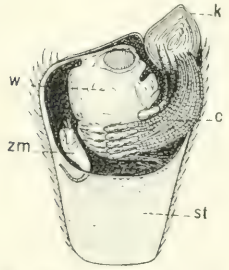


Fig. 667. Weibchen von Ibla cumingi, nach Ablösung der rechtsseitigen Mantelhälfte, mit angesiedeltem Zwergmännchen. (Nach Darwin, 1851[34].) c Cirren, k Kalkplatte (Tergum), st Stiel, w Weichkörper des Weibchens, zm Zwergmännchen.

Bei den genannten Abdominalien (Alcippe, Cryptophialus, Lithoglyptes) sowie bei einzelnen Scalpellum- (ornatum, stearnsi) und Ibla- (cumingi, sibogae) Arten kommen den Männchen die Leistungen ihres Geschlechts noch in vollstem Umfang zu, da ihnen als Geschlechtspartner reine Weibchen gegenüberstehen, deren Eier allein durch sie die notwendige Befruchtung erhalten können. Nun treten aber solche Zwergmännchen auch bei zwittrigen Formen der Gattungen Ibla und Scalpellum auf, hier sind sie nur noch überflüssige Beigaben, deren Dienste kaum noch benötigt und wohl auch nur noch in ganz untergeordnetem Maße herangezogen werden. Mit der sich unter Reduktionserscheinungen vollziehenden Ausschaltung des männlichen Geschlechts läuft parallel zum Ausgleich dieses Verlustes die Herausbildung von Zwitterformen, ein Prozeß, den wir bei

Ibla und Scalpellum noch in seiner erst werdenden Durchführung begriffen sehen, der aber dann bei den übrigen Cirripedien unter völligem Wegfall der Männchen und unter Ausprägung konstanter Zwitterorganisation seinen end-

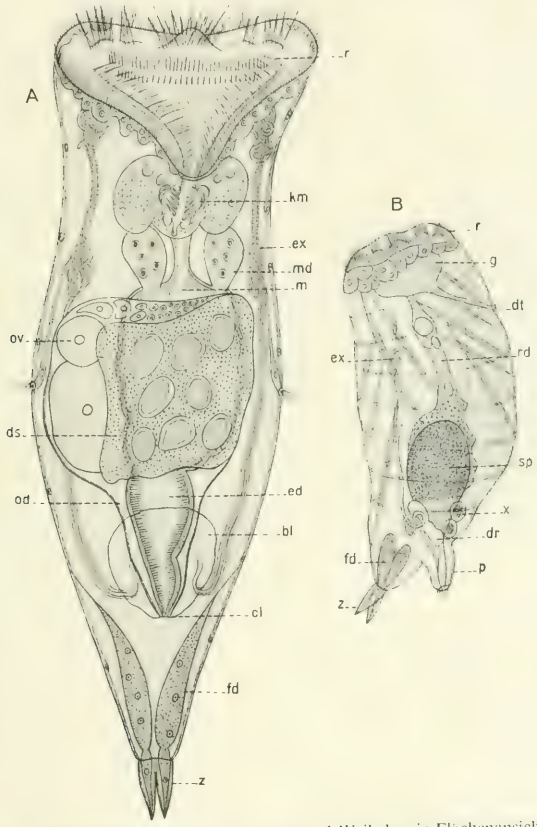


Fig. 668. Die Geschlechter von Hydatina senta: A Weibchen in Flächenansicht, B Männchen im Profil. (A nach Plate, 1886[35], B kombiniert nach Cohn[35], Plate, 1886 und Weber, 1888[35].) bl Harnblase, cl Kloakenöffnung, dr Anhangsdrüse des männlichen Genitalapparates, ds Dotterstock, dt dorsaler Tentakel, ed Enddarm, ex Exkretionsorgan, fd Fußdrüse, g oberes Schlundganglion, km Kaumagen, m Magen, md Magendrüsen, od Ovidukt, ov Ovarium, p Penis, r Rudimentärer Darmstrang des Männchens, sp Spermarium, x eiweißhaltige Blaschen, z klauenförmige Fußanhänge.

gültigen Abschluß gefunden hat. In der Frage nach den ursächlichen Motiven dieser Veränderungen kommen wir über allgemeine Vermutungen kaum hinaus,

unzweifelhaft darf man wohl feststellen, daß bei den Cirripedien wie auch bei den vorher besprochenen Isopoden und Copepoden Neigung zur Herausbildung von Zwergmännchen vorzüglich da besteht, wo der weibliche Partner zur festsitzenden Lebensweise in irgendeiner Form übergegangen ist.

Aber auch das trifft nicht mehr zu bei einer weiteren Tiergruppe, die ganz allgemein in ihrer Gesamtheit Zwergmännchen hervorgebracht hat, bei den Rotatorien oder Rädertierchen[25]. Auch hier sind uns noch Repräsentanten der einzelnen Phasen des Rückbildungsvorganges erhalten. Bei einer Reihe von Arten — es sind da zu nennen Seison grubei, Paraseison asplanchnus, Rhinops vitrea — unterscheiden sich die Männchen, abgesehen natürlich von der geschlechtlichen Organisation, von ihren zugehörigen Weibchen nur durch geringere Größe, schlankere Gestalt. Dann aber setzt zunächst eine Rückbildung des Darmtraktus ein: in Anfängen bei den Männchen von Notommata wernecki, wo der Kauapparat noch wohlerhalten bleibt, der ganze übrige Teil des Darmkanals aber auf einen dünnen soliden Strang reduziert ist; etwas weiter vorgeschritten bei Apodoides stygius, wo der ja nunmehr nutzlos gewordene Kauapparat gleichfalls von der Rückbildung ergriffen und auf eine gekielte Chitinplatte reduziert wird; noch weiter durchgeführt bei Eosphora digitata und bei Hydatina senta, wo der Kauapparat ganz geschwunden und vom Darm nur noch ein Blindsack oder ein einfacher Zellenstrang erhalten geblieben ist (Fig. 668B); vollendet endlich bei der Mehrzahl der übrigen Formen, wo jede Spur eines Darmkanals fehlt (Fig. 669—671). Zuweilen scheint das Darmrudiment insofern noch eine gewisse Rolle als Ernährungsorgan zu spielen, als sein Zellenmaterial selbst Nährstoffe darstellt und während der Lebensdauer des Männchens allmählich aufgebraucht wird. Andere Organsysteme erleiden die gleichen Reduktionen. Das Räderorgan wird mehr und mehr vereinfacht, seine trichterförmige Einsenkung, die ursprünglich zum Munde führte, geht mit dem Schwinden des letzteren gleichfalls verloren, sein komplizierter Wimperapparat reduziert sich schließlich auf einen einfachen Cilienkranz (Fig. 669—671). Der Fuß mit seinen Endklauen ist zunächst noch wohlentwickelt (Fig. 668B), er erleidet über alle nur möglichen Stufen der Rückbildung gleichfalls völligen Schwund (Fig. 669 bis 671). Sehr stark zurück treten die chitinösen Panzerplatten, wie sie den Körper so vieler Rädertierweibchen einschließen, sie können noch vorhanden sein bei den Männchen von Euchlanis, sie finden sich nur noch in Rudimenten bei den

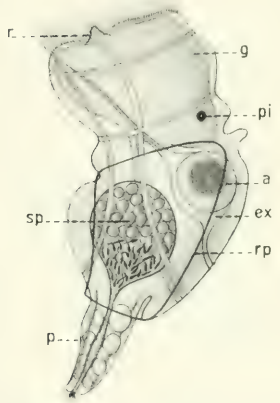


Fig. 669. Männchen von Anuraea aculeata in Seitenansicht. (Nach Krätzschmar[35].) a Öltropfen, ex Exkretionsorgan, g oberes Schlundganglion, p Penis, pi augenartiger Pigmentfleck, r Räderorgan, rp rudimentäre Panzerplatte, sp Spermarium.

Männchen von Anuraea (Fig. 669). Ganz fehlen in der Regel die sonstigen Sonderbildungen der äußeren Körpergestalt, wie sie für nicht wenige weibliche Rädertiere charakteristisch sind; es fehlen den Männchen von Polyarthra platyptera völlig die eigenartigen Stachelbündel, wie sie die Weibchen zu beiden Seiten des Körpers tragen (Fig. 670), es lassen die Männchen der Floscularüden und der Melicertiden ganz die eigenartigen Strudelapparate und Gehäusebildungen vermissen, welche deren festsitzenden Weibchen in so mannigfacher Form zukommen (Fig. 671). Mit dem allen verbunden ist dann endlich eine bedeutende Größenreduktion, welche die Männchen höchstens die Hälfte, vielfach aber nur noch ein viel geringeres der weiblichen Körpergröße erreichen läßt. Zur starken Ausbildung gelangt ist dagegen überall bei den Männchen das nervöse Zentralorgan in dem oberen Schlundganglion, man sehe sich daraufhin nur etwa das Männchen von Anuraea aculeata an (Fig. 669). Und dann weiter natürlich der männliche Genitalapparat, zunächst in dem bald mehr birnförmigen, bald kugeligen Hoden, der nicht selten den größeren Teil der Leibeshöhle für sich in Anspruch nimmt, des ferneren in dem Penisorgan, das sich als zapfenartiger Vorsprung von der Dorsalseite des Körpers erhebt und gleichfalls nicht unbedeutende Dimensionen annehmen kann. Treffen beide Tendenzen, Rückbildung der vegetativen und Überentwicklung der sexuellen Organe, in ihren höchsten Ausprägungsformen zusammen, so präsentieren sich diese Zwergmännchen als Träger reinster Sexualität wiederum kaum noch als viel mehr denn frei umherschwärmende Spermiensäcke (Fig. 670, 671), und es ist verständlich, wie die ersten Entdecker die so sehr stark von ihren zugehörigen Weibchen abweichenden Männchenformen mit besonderen Gattungsnamen belegten.

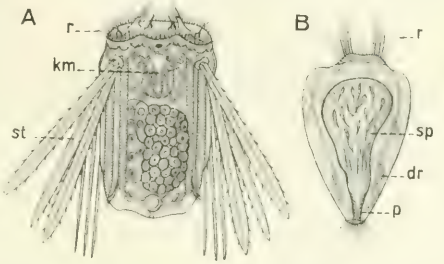


Fig. 670. Die Geschlechter von Polyarthra platyptera: A Weibchen (140mal vergrößert), B Männchen (540mal vergrößert). (A nach Weber 1898[35], B nach Plate 1886[35].) dr männliche Anhangsdrüsen, km Kaumagen, p Penis, r Räderorgan, sp Spermarium, st Stachelanhänge.

Die morphologische Rückbildung der Männchen führt dann schließlich auch hier, ganz wie bei den Cirripedien, zu ihrem völligen Verschwinden, bei den Philodiniden (Philodina, Rotifer, Callidina) ist bisher noch niemals ein Männchen gefunden worden. Die Möglichkeit sexueller Fortpflanzung wird aber hier nicht wie bei den Cirripedien durch Herausbildung sekundären Zwittertums aufrecht erhalten, sondern durch Übergang zur Parthenogenese. Und auch da können wir eine lehrreiche Stufenfolge aufstellen. Die Seisoniden mit ihren vollwertigen Männchen scheinen sich stets bisexuell fortzupflanzen, die große Mehrzahl der Rädertiere mit ihren rudimentären Männchen zeigt diese bisexuelle Fortpflanzungsart nur noch zeitweilig, dazwischen geschaltet sind mehr oder

weniger zahlreiche Generationen rein parthenogenetischer Fortpflanzung, womit dann die Erscheinungen einer typischen Heterogonie gegeben sind. Die Dauer der parthenogenetischen Generationsfolge ist eine sehr verschiedene und wohl von mancherlei Bedingungen abhängig, unter besonderen Umständen hat man sie bei Hydatina über fünfhundert Generationen hinweg aufrecht erhalten können. Und von da ist nur ein unbedeutender Schritt zur vollkommenen Parthenogenese, wie sie die genannten Philodiniden aufweisen.

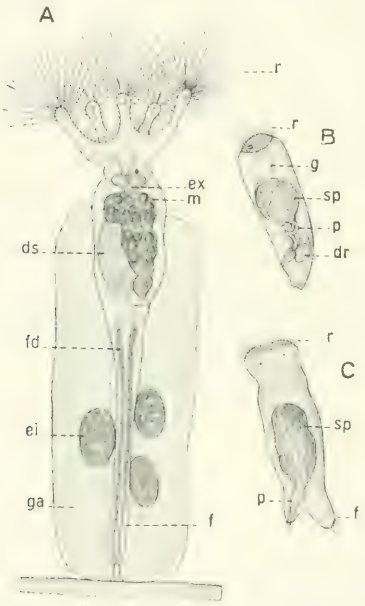


Fig. 671. Die Geschlechter von Floscularia und Melicerta: A Weibchen von Floscularia coronetta, B Männchen von Floscularia campanulata, C Männchen von Melicerta ringens. (A nach Weber 1898[34], B kombiniert nach Weber 1898[34] und Montgomery[35], C nach Joliet[35].) dr männliche Anhangsdrüsen, ds Dottersack, ei abgelegte Eier, ex Exkretionsorgan, f Fuß, fd Fußdrüse, g oberes Schlundganglion, ga Gallerthülle, m Magen, p Penis, r Räderorgan, sp Spermarium.

In einem sehr natürlichen Zusammenhang lassen sich an die Geschlechtsverhältnisse der Rädertiere die eines kleinen wurmartigen Geschöpfes anschließen, das sicherlich mit den Rädertieren in einem gewissen Verwandtschaftsverhältnis steht, der Gattung Dinophilus[36]. Am wahrscheinlichsten ist Dinophilus wohl als ein primitiver Ringelwurm aufzufassen, sein langgestreckter, segmentierter, von Cilienringen umschlossener Körper läßt in seinem Inneren eine wohldifferenzierte Organisation erkennen, wie man sie im einzelnen aus der nebenstehenden Figur 672A ersehen möge. Bei einer Reihe von Arten — es sind dahin zu zählen taeniatus, gigas und andere — weisen beide Geschlechter bis auf die inneren Genitalorgane genau den gleichen Habitus auf, bei einer zweiten Gruppe aber — es sind die Arten apatris, gyrociliatus, conklini — sind beide Geschlechter grundverschieden. Und diese Verschiedenheit wird wiederum hervorgerufen durch eine außerordentlich starke Rückbildung der Männchen (Fig. 672B). Zunächst sind sie winzig klein, sie messen kaum den dreißigsten Teil eines Millimeters, während die Weibchen doch wenigstens durchschnittlich einen ganzen Millimeter lang sind. Ihr kurzer gedrungener Körper ist am Vorderende von einem einzigen Cilienring umschlossen, dessen Bewimperung sich in einem Streifen über die Bauchseite fortsetzt. Am Hinterende liegt in einer besonderen Scheide ein vorstülpbares kegelförmiges Begattungsorgan. Zwei ovale oder bohnenförmige Körper stellen die Spermarien dar, während stark lichtbrechende Körnchen des

Inneren vielleicht Reservestoffe sind, die während der kurzen Lebensdauer den Tierchen als Nahrung dienen. Sonst ist von einer inneren Organisation nichts weiter festzustellen. Arten ohne Männchen kennen wir von Dinophilus nicht, dagegen hat sich bei Dinophilus conklini zum wenigsten der zeitweilige Eintritt einer parthenogenetischen Fortpflanzungsweise feststellen lassen. Hier ist nämlich mit der Körperreduktion wiederum eine sehr beträchtliche zahlenmäßige Abnahme der männlichen Tiere verbunden, und das nötigt von vornherein einen Teil der Weibchen, ihre Eier unbefruchtet abzusetzen. In künstlichen Kulturen vermochte man dann sogar drei bis vier Generationen aus solcher Parthenogenese zu erzielen.

Ein letzter Fall der Herausbildung ausgeprägter Zwergmännchen steht ganz isoliert und in seinen Erscheinungen durchaus selbständig da. Er betrifft Vertreter mariner Anneliden, der Echiuriden[37]. Zwar die Mehrzahl dieser Echiuriden zeigt keinerlei bemerkenswerten äußeren Dimorphismus ihrer Geschlechter, es sind vielmehr nur die beiden Gattungen Bonellia und Hamingia, welche einen solchen in einem kaum noch zu überbietenden Maße aufweisen. Die Weibchen zeigen den Normaltypus, walzenförmigen plumpen Körper von etwa fünfzehn bis zwanzig Centimeter Länge, ausgestattet am Vorderende mit einem langen, am Ende zweigespaltenen Rüssel (Fig. 673 A), lebend auf felsigem oder steinigem Meeresgrund. Ganz anders die Männchen (Fig. 673 B). Sie sind zunächst sehr viel kleiner, nur wenige oder gar nur einen einzigen Millimeter groß; ihr gestreckter, am Vorderende etwas verbreiterter, abgeplatteter Körper ist gleichmäßig von Wimpern bedeckt, bei einigen Arten, aber nicht bei allen, noch mit zwei Hakenborsten versehen, die ein ständiges äußeres Merkmal der Weibchen sind. Die innere Organisation ist ganz rudimentär. Wohl ist ein Nervensystem vorhanden, bestehend aus einem Schlundring und einem ungegliederten Bauchstrang, ist ein Exkretionssystem nachweisbar, sich zusammensetzend aus einem Paar vorderer Protonephridien und einem oder zwei Paaren hinterer Metanephridien, aber der Darmkanal ist fast völlig zurückgebildet, insofern er nur

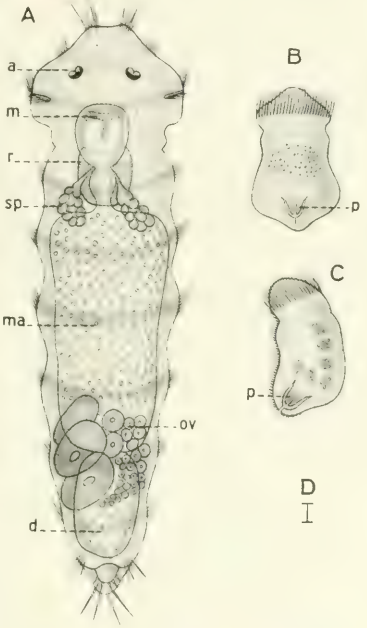


Fig. 672. Die Geschlechter von Dinophilus apatris: A Weibchen in Rückenansicht, B Männchen in Flächen- und C in Seitenansicht, D Größe des Männchens im Maßstabe der Figur A. (Nach KORSCHELT[36].) a Auge, d Darm, m Mund, ma Magen, ov Ovarium, p Penis, r Rüssel, sp Speicheldrüsen.

noch aus einem von Öltropfen erfüllten, vorn und hinten abgeschlossenen Blindschlauch besteht oder gar bei einzelnen Arten in eine Anzahl kleinerer Teilstücke zerfällt. Alles übrige wird ausschließlich eingenommen von dem männlichen Genitalapparat. Gebildet werden die Samenzellen von den Wänden einer Coelomhöhle aus, die den Männchenkörper von vorn nach hinten durchzieht, aufgenommen werden sie von einem Flimmertrichter, der in diese Coelomhöhle sich öffnet, und nach außen geführt durch einen Samenschlauch, der einem eigenartigen Funktionswechsel, nämlich einer Umbildung der ursprünglichen Speiseröhre, seine Entstehung verdankt, daher auch am Vorderende des Männchens seine Mündung liegen hat. In geschlechtsreifem Zustand findet man diese Männchen in dem sackartig erweiterten Genitaltrichter der Weibchen, im besonderen in einem durch eine muskulöse Leiste abgeschiedenen Raum desselben, zumeist in größerer Zahl vereinigt, und hier vollziehen sie dann unmittelbar aufs sicherste die Befruchtung der den Genitaltrichter passierenden Eier, wahrhaft kaum noch mehr als eine Art Spermatophore vorstellend.

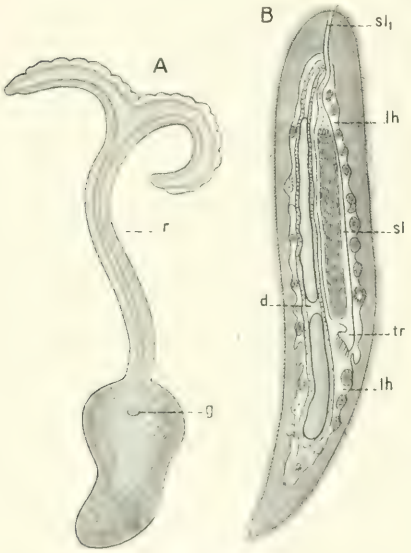


Fig. 673. Die Geschlechter von Bonellia viridis: A Weibchen in natürlicher Größe von der Bauchseite, B Männchen in etwa vierzigfacher Vergrößerung. (A nach Gerbe[37], B nach Spengel[35].) d Darm, g weibliche Geschlechtsöffnung, lh Leibeshöhle mit Samenballen, r Rüssel, sl Samenschlauch, sl_1 dessen Ausführgang, tr Samentrichter.

Rückbildungsvorgänge lassen diese Zwergmännchen entstehen, ihr Verständnis mag gefördert werden durch Vergleich mit den sogenannten Reduktionen, wie sie auf experimentellem Wege an sehr verschiedenen Tierformen, an Süßwasserpolypen, an Medusen, an Planarien, an Seescheiden künstlich hervorgerufen worden sind[38]. Unter gewissen Bedingungen können da die erwachsenen Tiere selbst oder auch Entwicklungsstadien derselben zu einer förmlichen Einschmelzung, zu einer Vereinfachung ihrer Struktur gezwungen werden, wobei der Weg dieser Vereinfachung in der umgekehrten Reihenfolge des aufbauenden ontogenetischen Prozesses sich vollzieht. Wie weit eine solche rückschreitende Entwicklung tatsächlich an der körperlichen Ausgestaltung der Zwergmännchen teilhat, ist bei der geringen Kenntnis der Ontogenie dieser Männchen augenblicklich nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Immerhin wissen wir aus der Entwicklung eines Rädertieres, des Brachionus

urceolaris[39], daß hier beide Geschlechter auf jüngeren Entwicklungsstadien noch völlig identisch gebaut sind, daß da auch die Männchen einen Mund, ein gelapptes Räderorgan, einen Fuß besitzen, Organe, die dann später eine rückläufige Entwicklung durchmachen, womit das Männchen selbst während seines individuellen Lebens von einer höheren Organisationsstufe auf eine niedere zurückgeführt würde. Ähnliches glaubt man für die Dinophilus-Männchen aus deren längeren Entwicklungszeit erschließen zu dürfen. Ähnliches sollten die Bonellia-Männchen, welche aus einem für beide Geschlechter völlig identischen, mit zwei Wimperreihen ausgestatteten Larvenstadium hervorgehen, zum wenigsten in der nachfolgenden Rückbildung eines ursprünglich angelegten Vorderdarmes zeigen, was jedoch nicht den Tatsachen entspricht, da dessen Anlage sich sofort zum Samenschlauch umbildet. Aber so geringfügig oder gar negativ die ontogenetischen Tatsachen auch sein mögen, die allgemeinen morphologischen Grundzüge der Organisation dieser Zwergmännchen, die mannigfachen Abstufungen von höherer zu niederer Entwicklungsstufe, die sie allenthalben innerhalb der jeweiligen Gruppen zeigen, sie genügen vollauf zur Stütze der Anschauung, daß alle diese Männchen einmal einen höheren Organisationsgrad besaßen, von dem aus sie allmählich herabgesunken sind. Es sprechen diese nämlichen Momente — und damit berühren wir einen zweiten Deutungsversuch — zugleich gegen die Auffassung, daß diese Zwergmännchen ihrer Natur nach Jugend- oder Larvenformen wären, die eine vorzeitige Geschlechtsreife erworben hätten. Solche Geschlechtsformen werden wir sehr bald (vergl. S. 707) tatsächlich noch kennen lernen, aber wir werden dann auch sehen, daß derartiges einen ganz anderen, völlig unverkennbaren Ausdruck in äußeren Erscheinungen gewinnt, wie wir es bei den geschilderten Zwergmännchen niemals antreffen.

Wiederholt war darauf hinzuweisen, wie die körperliche Rückbildung der Männchen in ihren letzten Konsequenzen auf eine wirkliche Elimination derselben hinzielt, Cirripedien und Rotatorien boten uns vor allem Veranlassung dazu. Es kann eine solche Ausschaltung des männlichen Geschlechts aber nun auch ohne die vorausgehende Einleitung körperlicher Reduktionen auf rein zahlenmäßiger Grundlage sich vollziehen. Anfänge solcher Art sind schwer zu präzisieren, da die Angaben über Häufigkeit und Seltenheit des einen oder des anderen Geschlechts gar zu leicht Beobachtungsfehlern unterworfen sind, wenn die Lebensgewohnheiten beider Geschlechter irgendwie differieren und ihr Auffinden daher an verschiedene Methoden geknüpft ist. So begegnet man im allgemeinen den Männchen zahlreicher Insekten viel häufiger als den Weibchen, da sie lebhafter und aktiver sind als die trägen, vielfach in Schlupfwinkeln verkrochenen Weibchen. Und umgekehrt hat man bei einem im Wasser lebenden Rundwurm, bei der Paramermis contorta, die Männchen viel seltener angetroffen als die Weibchen, aber das nur deshalb, weil die kleineren Männchen sich dem Auge des Suchenden durch sofortiges Verkriechen nach Möglichkeit entziehen[40]. Immerhin lassen sich schließlich doch solche Beobachtungsfehler auch ausschalten, am sichersten durch Züchtungsversuche, die völlig einwandfreies Tatsachenmaterial zu liefern vermögen. Ganz offenbar zeigen außerordentlich

stark ausgeprägte Neigungen zur Ausschaltung der Männchen freilebende Nematoden des süßen Wassers[41]. Es sind besonders die Gattungen Rhabditis und Diplogaster, welche uns da eine ganze Reihe von Abstufungen in dem Zahlenverhältnis von Weibchen und Männchen vorführen. Zahlreich sind die Männchen noch bei Diplogaster maupasi, wo auf tausend Weibchen noch dreihundert bis hundert Männchen kommen, sehr viel weniger zahlreich schon bei Rhabditis viguieri, wo auf tausend Weibchen etwa fünfundvierzig Männchen entfallen; bei Rhabd. duthiersi sind es dann schon nur noch zwanzig, bei Rhabd. coronata noch fünf, und bei Rhabd. elegans und dolichura steht tausend Weibchen kaum noch ein einziges Männchen gegenüber. Doch sinkt diese Zahl immer noch weiter, bei Diplogaster robustus darf nur noch auf zehntausend Weibchen ein Männchen gerechnet werden, noch seltener scheinen Männchen bei Plectus cirratus zu sein, sie fehlen endlich vollständig bei Rhabditis schneideri, bei Macrolaimus crucis, bei Cephalobus-Arten und anderen. Wir sehen, das ist eine Reduktionsreihe von fast lückenloser Vollständigkeit. Dabei ist zu beachten, um es nochmals hervorzuheben, daß bei allen diesen Männchen niemals körperliche Rückbildungserscheinungen irgendwelcher Art auftreten, auch wenn sie noch so spärlich geworden sind. Nur eins verlieren sie, und das ist ihre geschlechtliche Aktivität, ist ihr geschlechtlicher Instinkt. Und interessanterweise dies in den gleichen Abstufungen, wie sie die Häufigkeitszahlen zeigen. Sexuell normal sind die Männchen von Rhabditis viguieri, sehr stark abgeschwächt sind die sexuellen Instinkte der Männchen von Rhabd. duthiersi, völlig geschwunden sind sie den Männchen von perrieri und anderen. Mit weiblichen Tieren zusammengebracht verhalten sie sich diesen gegenüber völlig indifferent, sie machen keinerlei Annäherungsversuche zur Begattung, wie es bei den normal zweigeschlechtlichen Arten stets und sofort der Fall ist. Diese Herabstimmung der geschlechtlichen Triebe ist zweifellos eine Reduktionserscheinung, eine psychische Dekadenz. Sie beruht sicherlich nur zum geringen Teil auf einer Gegenwirkung des weiblichen Partners, der ja hier zum mindesten in der Mehrzahl der Fälle nicht mehr ein wirkliches reines Weibchen, sondern ein zwittrig gewordenes Weibchen darstellt (vergl. S. 65) und so sehr viel oder gar alles von seiner ursprünglichen sexuellen Anziehungskraft verloren haben könnte.

Es lassen sich solche Reduktionsreihen auch anderwärts dartun. Die Ostracodengattung Cypris[42] weist in einzelnen Arten, wie Cypris ovum oder punctata, beide Geschlechter in gleichem Verhältnis auf, bei anderen fehlen die Männchen temporär zu bestimmten Jahreszeiten (bei C. candida und vidua), wieder bei anderen fehlen sie nur lokal an diesem oder jenem Ort (bei C. incongruens) und schließlich fehlen sie konstant und überall (bei C. reptans). Die merkwürdige Ameisengrille Myrmecophila[43], die als Ameisengast in Ameisennestern lebt, weist in der Art americana die Geschlechter noch in ungefähr gleichen Mengen auf, bei nebrascensis stellt sich das Verhältnis von Männchen zu Weibchen etwa wie eins zu acht, bei ochracea werden Männchen zu ganz seltenen Erscheinungen und bei acervorum mögen solche vollständig fehlen. Bei vielen Phasmiden[44] zeigen sich Männchen und Weibchen in gleichem Zahlen-

verhältnis (Phasmia rossica, Leptynia attenuata), bei anderen treten die Männchen an Zahl zurück (Eurycnema herculeana), sind dieselben zu einer Seltenheit geworden (Bacillus rossii, Dixippus-Arten) oder sind sie gar völlig unbekannt (Bacillus gallicus). Viele Blasenfüßler (Thysanoptera) weisen ein durchaus normales Zahlenverhältnis der Geschlechter auf, andere wie etwa Parthenothrips, Heliothrips, Anaphothrips lassen Männchen nur in geringer Zahl und nur zu bestimmten Zeiten erscheinen, lassen sie wohl gar völlig ausfallen[45], und ebenso sind bei dem Vertreter einer anderen niederen Insektenordnung, bei dem zu den Rindenläusen (Copeognathen) gehörigen Ectopsocus briggsi, bisher noch niemals Männchen gefunden worden[46]. In der Gallwespengattung Rhodites treten bei Rh. kiefferi Männchen und Weibchen in ungefähr gleichem Verhältnis auf, bei Rh. rosae, eglanteriae und orthospina sind Männchen so außerordentlich selten geworden, daß auf hunderte von Weibchen kaum noch einige wenige Männchen zu zählen sind, für andere Gallwespen (Ceroptres, Phanacis, Aulax hieracii) gilt ähnliches und bei manchen fehlen Männchen schließlich vollständig, bei Aphilothrix-Arten, bei Cynips kollari[47]. Die meisten Blattwespen weisen ein normales Zahlenverhältnis in der Verteilung der Geschlechter auf, wir kennen indessen auch solche, bei denen Männchen selten sind (Nematus gallicola, Croesus varus, Eriocampa adumbrata usw.), und wieder andere (Dineura verna, Nematus wallisnierii, Eriocampa ovata), bei denen Männchen gänzlich zu fehlen scheinen[48]. Häufiger Ausfall der Männchen ist ferner eine bekannte Erscheinung bei Phyllopoden, bei Apus-Arten ist vielfach unter tausenden von Weibchen kaum ein einziges Männchen anzutreffen[49], das gleiche kann man mancherorts bei Artemia salina beobachten, wenngleich da anderwärts auch wieder beide Geschlechter massenhaft nebeneinander auftreten[50]. Männchenmangel hat Geltung für die Schmetterlingsfamilie der Psychiden[51], wo Solenobia-Arten über Generationen hinweg nur als Weibchen auftreten, wo Männchen der Psyche helix zu den allergrößten Seltenheiten gehören. Und endlich wären zu verzeichnen die merkwürdigen Vorkommnisse, wo ganz unvermittelt zwischen normal zweigeschlechtlichen Verwandten einzelne Arten nur als weibliche Tiere unter völligem Schwund ihrer zugehörigen Männchen sich zeigen. Von einem chilopoden Tausendfüßler, dem Henicops fulvicornis, sind bisher neben zahlreichen Weibchen noch niemals Männchen gefunden worden[52], das gleiche gilt für einige Käfer, für den zu den Chrysomeliden gehörigen Adoxus vitis[53], für einige Rüsselkäfer der Gattung Otiorrhynchus (ligustici und turca)[54], die man alle nur als Weibchen kennt, und bei einer Fliegenart, der Lonchoptera furcata[55], sind die Männchen zum wenigsten so selten, daß sie kaum noch für die Fortpflanzung nennenswert in Betracht kommen.

Über die Faktoren, welche eine solche Elimination der Männchen veranlassen und begünstigen, wissen wir herzlich wenig. Bei einem in unseren Warmhäusern lebenden Blasenfüßler, bei dem Heliothrips dracaenae, scheint die erhöhte Temperatur der Umgebung die Zahl der Männchen in ungünstigem Sinne zu beeinflussen[56], und bei der Anodonta cygnea unserer Gewässer scheint der Übergang aus dem fließenden in stehendes Wasser die schließliche vollständige

Beseitigung der männlichen Tiere im Gefolge zu haben (vergl. 4. Kapitel, S. 71)[57]. Am klarsten liegt wohl noch der eigenartige Fall einer Pflanzenlaus, der Chermes pini[58]. Von ihr lebt eine Rasse im östlichen Europa, die Chermes pini orientalis, welche den normalen, für diese Pflanzenlausgattung charakteristischen, mit einem Wechsel der Wirtspflanze verbundenen Generationswechsel aufweist, insofern eine parthenogenetisch sich vermehrende Generation auf Pinus silvestris, eine bisexuelle auf der Picea orientalis sich finden, beide verknüpft durch zwei geflügelte Generationen, welche die jeweilige Überwanderung ermöglichen. Nun hat diese orientalische Form als Stammrasse eine mitteleuropäische Tochterrasse abgespalten. Dieselbe geriet von vornherein unter ganz neue Verhältnisse, insofern sie an ihrem neuen Wohnort ausschließlich auf Pinus silvestris als Wirtspflanze angewiesen war, da Picea orientalis in Mitteleuropa fehlt. Es treten trotzdem die geflügelten Formen auf, welche als Überwanderer die Geschlechtsformen in sich tragen, also die Sexuparen, sie finden nicht die von ihnen gesuchte Picea orientalis und gehen größtenteils zugrunde, sie treffen höchstens auf die einheimische Picea excelsa, saugen sich da auch fest, vermögen aber keine fortpflanzungsfähige neue Generation hier hervorzubringen. Das Merkwürdigste ist aber nun, daß selbst dann, wenn diese Sexuparen auf eine künstlich angepflanzte Picea orientalis treffen, der Zyklus nicht zu einem bisexuellen Abschluß gebracht werden kann, da dann wohl befruchtungsfähige zweigeschlechtliche Weibchen, häufig in großen Mengen, aus den Sexuparen entstehen, aber keine Männchen. Es können also diese letzteren bei der mitteleuropäischen Chermes pini unter der Nachwirkung langjähriger erzwungener Ausschaltung der gesamten bisexuellen Phase nunmehr auch dann nicht mehr erzeugt werden, wenn die normalen äußeren Bedingungen zu ihrer Entstehung völlig erfüllt sind. Wobei wohl am seltsamsten berühren muß, daß diese erworbene und fixierte Eigentümlichkeit sich eben nur auf das männliche Geschlecht und nicht auch auf das weibliche erstreckt. In Wirklichkeit sind freilich hinsichtlich einer wirksamen geschlechtlichen Betätigung die Weibchen gleichfalls ausgeschaltet, da sie zur Erzeugung entwicklungsfähiger Eier durchaus der Befruchtung bedürfen, deren Ausbleiben sie also zur völligen Unfruchtbarkeit verurteilen muß.

Ganz allgemein wird auch bei der zahlenmäßigen Reduktion des männlichen Geschlechts ein Ausgleich bewerkstelligt durch Übergang zum Hermaphroditismus oder zur Parthenogenese. Ersteres zunächst bei den genannten Süßwassernematoden, deren Verhältnisse bereits in einem früheren Kapitel (S. 64) ausführlich erörtert worden sind, und dann bei der Anodonta cygnea, für die ich auf das gleiche Kapitel (S. 71) verweise. In beiden Fällen hat der ganze Vorgang auch ein Schwinden des reinen Weibchentypus zur Folge. Gradweise schreitet mit dem Zurücktreten der Männchen die Ausbildung des zwittrigen Zustandes voran, deckt also in entsprechendem Maße den Ausfall. Aber die nämlichen Süßwassernematoden haben daneben zugleich den zweiten Ausweg beschritten und sind teilweise zur Parthenogenese übergegangen. Das sind alle die Formen, von denen oben das völlige Fehlen der Männchen festgestellt worden ist, also

Rhabditis schneideri, Macrolaimus crucis, Cephalobus-Arten und andere, sie pflanzen sich alle als reine Weibchen in unbegrenzter parthenogenetischer Generationenfolge weiter fort. Und parthenogenetisch vermögen sich dann alle die Krebstiere und Insekten zu vermehren, von deren teilweisem oder vollständigem Männchenausfall eben gesprochen worden ist. Wie denn überhaupt gerade bei diesen beiden Tiergruppen die Neigung und Fähigkeit zur Parthenogenese eine überaus weit verbreitete Erscheinung darstellt, auch ohne daß damit irgendwelche Geschlechterreduktionen verbunden wären, ich erinnere nur an die bekannten Verhältnisse der Blatt- und Schlupfwespen. Zugleich finden wir auch hier, bei Krebstieren und Insekten, ganz wie bei den Rädertieren, gleichsam als eine Vorstufe der radikalen Ausschaltung der Männchen, die Heterogonie, den gesetzmäßigen Wechsel rein parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Generationen, wie er wohl seinen prägnantesten Ausdruck unter den hier interessierenden Formen bei den Gallwespen findet.

Es kann eine zahlenmäßige Reduktion schließlich auch in beiden Geschlechtern wirksam werden, das bedeutet dann nichts anderes, als daß die geschlechtliche Fortpflanzung in Wegfall kommt und eine rein ungeschlechtliche Vermehrung durch Teilung an ihre Stelle tritt. Letztere spielt ja vielfach eine sehr bedeutende Rolle im Tierreich[59], aber nirgends vielleicht eine größere als bei den Süßwasser-Oligochaeten[60]. Bei vielen derselben, bei Lumbriculus, Nais, Dero treten alljährlich geschlechtsreife Tiere auf, bei anderen, wie etwa bei den Chaetogaster-Arten, hat man bisher nur sehr vereinzelt Geschlechtstiere angetroffen, und noch seltener scheinen sie bei Pristina zu sein. Hier hätte sich also wirklich eine zum mindesten sehr weitgehende Ausschaltung beider Geschlechter vollzogen.

Sexualität kann in ihrer höchsten Ausprägung mit Reduktionserscheinungen am Soma beider Geschlechter verbunden sein. Am bekanntesten sind in dieser Hinsicht wohl die Eintagsfliegen, welche als geschlechtsreife Imagines ganz verkümmerte Mundwerkzeuge aufweisen und keine Nahrung mehr aufnehmen, damit dann freilich eine merkwürdige andersartige Verwendung ihres Darmrohres, seine Verwendung als aerostatisches Auftrieborgan (vergl. S. 455) verbinden[61]. Eine ähnliche Reduktion der Mundwerkzeuge findet sich bei Mikrolepidopteren, und eine noch stärkere Rückbildung der Organe der Nahrungsaufnahme zeigen die bisexuellen Geschlechtstiere mancher Pflanzenläuse, einmal der Phylloxerinen[62], bei denen der Rüssel samt den Stechborsten völlig in Wegfall gekommen ist (vergl. Fig. 676 E), bei denen ferner das noch erhaltene Darmrohr vorn und hinten blind endet, der Speicheldrüsen entbehrt, und zweitens der Pemphiginen[63] unter den echten Aphiden, deren Mundteile gleichfalls verkümmern und deren Darmtraktus schließlich nur noch in Form rudimentärer Zellstränge erhalten bleibt. Auch anderwärts ist eine solche weitgehende Atrophie des Darmtraktus gelegentlich festzustellen, bei marinen Polychaeten, wie etwa bei der epitoken Geschlechtsform von Heterocirrus[64]. Die Leistungen des vollreifen Individuums erschöpfen sich allseitig und vollständig in der Betätigung als Geschlechtstier.

die notwendigsten Anforderungen zur Erhaltung einer längeren Lebensdauer bleiben unberücksichtigt.

Ganz unmittelbar stellt sich der Zusammenhang zwischen einer somatischen Degeneration und geschlechtlicher Vollreife bei manchen Fischen dar. Die Neunaugen (Petromyzon) bedürfen zu ihrer Entwicklung mehrere Jahre. Setzt dann die Umwandlung der Larvenform in das geschlechtsreife Tier ein, so beginnt gleichzeitig der gesamte Darmkanal zu verkümmern, zusammenzuschrumpfen und schließlich jegliche Nahrungsaufnahme unmöglich zu machen[65]. Die vorher aufgespeicherten Nährstoffe halten allein die Lebenskräfte in vollem Umfang zur Durchführung der sexuellen Verrichtungen aufrecht, nach deren Erfüllung geht der erschöpfte Organismus zugrunde. Ganz ähnliches kennen wir von unserem Flußaal (Anguilla vulgaris)[66]. Jahrelang leben die Aale in den süßen Gewässern unserer Flüsse, ständig wachsend, an Umfang und Gewicht zunehmend, aber in voller geschlechtlicher Unreife. Bis dann, nach etwa fünf bis neun Jahren, die Geschlechtsdrüsen anzuschwellen beginnen und damit gleichzeitig eine so starke Reduktion der Verdauungsorgane einsetzt, daß eine weitere Aufnahme und Verarbeitung von Nahrung ausgeschlossen wird. In diesem Zustand wandern die Fische flußabwärts in das Meer und in die Regionen der Tiefsee, wo der Laichakt vor sich zu gehen scheint. Zurückkehren sie von da niemals wieder, die durch die lange Wanderung und die nachfolgende Geschlechtsbetätigung erschöpften Körperkräfte können nicht mehr erneuert werden und der Tod ist die unausbleibliche Folge jener körperlichen Reduktionen. Noch ein drittes Mal begegnen wir solchen Erscheinungen bei den sog. Ölfischen, den Comephoriden des Baikalsees[67]. Auch hier ist mit der Geschlechtsbetätigung eine Atrophie des Darmes verbunden, der als dünnes Rohr schließlich keinerlei Nahrungsstoffe mehr aufnimmt. Die Weibchen sind vivipar, beherbergen ihre Jungen, wie wir früher (S. 619) schon erfuhren, innerhalb der Ovarien, bringen deren Unterhaltungskosten durch angehäufte Fettmassen auf, sind aber dann, bei fehlender Möglichkeit eines Ersatzes der verbrauchten Stoffe, derart erschöpft, daß sie nach dem Absetzen der Jungen alsbald zugrunde gehen und dann tot auf der Oberfläche des Sees treiben. Die Männchen sterben wohl bald nach der Paarungsperiode schon ab.

In solche Zusammenhänge hat man schließlich auch die eigenartigen Hakenbildungen gebracht, wie sie die Männchen der Lachse zur Laichzeit aufweisen[68]. Die Erscheinungen als solche sind seit altersher bekannt, es zeigt sich die Kinnspitze des Unterkiefers hakenartig nach oben und hinten umgebogen, bei älteren Fischen häufig in solchem Umfange, daß die Ränder von Ober- und Unterkiefer nicht mehr aufeinander gedrückt werden können und eine besondere Vertiefung zwischen den Intermaxillaria sich zur Aufnahme dieses Hakens ausbildet. Eine besonders stark ausgeprägte Hakenbildung läßt die Salmonidengattung Oncorhynchus aus den Flüssen Kamtschatkas erkennen (Fig. 674), und aus der auch hier auftretenden Erscheinung, daß die vollreifen Geschlechtstiere nach dem Laichen absterben, hat man auf Störungen des inneren Stoffwechsels geschlossen, dessen Stillstand pathologische Zustände und unter diesen

auch eine Hypertrophie der Schnauze hervorrufen soll[69]. Es wäre somit die Hakenbildung der Lachse nichts anderes als eine mit der sexuellen Vollreife verbundene pathologische Degenerationserscheinung.

Recht eigenartiger Natur sind ferner die Verstümmelungen, welche in beiden Geschlechtern oder auch nur in einem im Zusammenhang mit der sexuellen Vollreife auftreten. Allgemein bekannt ist es ja, wie die Geschlechtstiere der Termiten und Ameisen nach ihren Hochzeitsflügen die Flügel abwerfen, eine Gewöhnung, die sich leicht aus dem zukünftigen Aufenthalt in gedeckten Wohnräumen erklären läßt. Dabei findet übrigens diese Verstümmelung mit dem einfachen Abwerfen der Flügel nicht ihren Abschluß, bei Ameisenköniginnen hat man[70] feststellen können, wie kurz nach dem Hochzeitsflug die gesamte mächtige Flugmuskulatur des Thorax der Histolyse verfällt und ihr Platz von massenhaft sich anhäufenden Fettkörperzellen eingenommen wird. Und ebenso schwindet auch bei den Geschlechtstieren der Termiten nach dem Schwärmen und Abwurf der Flügel die ganze thorakale Flugmuskulatur[71]. Einen eigenartigen Parallel-

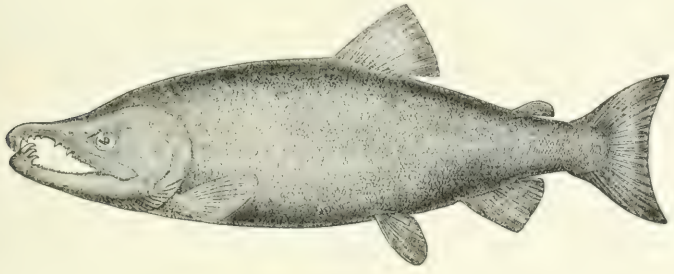


Fig. 674. Hakentragender Oncorhynchus keta aus den Flüssen Kamtschatkas. (Nach Jordan, Tanaka and Snyder[68].)

fall zu diesem Abwerfen der Flügel bei Insekten bietet ein mariner Schalenkrebs, Philomedes brenda[72]. Da trägt das Weibchen nach der letzten Larvenhäutung an der zweiten Antenne lang gefiederte Schwimmborsten, mit deren Hilfe es frei im Wasser umherschwimmt, bis es einem Männchen begegnet und begattet wird. Alsdann ändert es seine Lebensweise, es hält sich dauernd auf dem Meeresgrunde auf, und im Zusammenhang mit dem Wühlen in Sand und Schlamm verliert es die langen Schwimmborsten, löst sie vermutlich direkt mit seinen vorderen Thorakalbeinen ab, so daß nur noch kurze Stummel ihre ursprüngliche Gegenwart andeuten. Niemals findet man ein eiertragendes Weibchen mit unverletzten Schwimmborsten.

Weniger leicht erklärbar ist der sonderbare Brauch vieler Eintagsfliegen, ihre mittlere Schwanzborste abzuwerfen[73]. Es findet dieses Abwerfen statt bei der Umwandlung aus der Larvenform in das geschlechtsreife Tier und zeigt sich allein im männlichen Geschlecht bei Pentagenia und Rhitrogena, in beiden Geschlechtern bei Siphlurus, Atalophlebia und anderen. Zur Erklärung hat man

den Vorgang in Zusammenhang gebracht mit der Haltung der Geschlechter bei der Paarung, wo ja in der Tat diese Mittelborste für das Männchen bei seiner Umklammerung des weiblichen Körpers störend wirken muß (vergl. Fig. 286, S. 298). Und diese von Männchen erworbene Eigentümlichkeit soll sich dann auf das weibliche Geschlecht übertragen haben. Demgegenüber darf aber nicht verschwiegen werden, daß wir andere Ephemeriden kennen, deren mittlere Schwanzborste in beiden Geschlechtern unverändert neben den Seitenborsten erhalten bleibt, bei Ephemera, Potamanthus und anderen.

Den Reduktionen gegenüberstellen können wir eine Vielheit der Geschlechtsformen, einen Polymorphismus. Ein solcher kann zunächst seine einfache und sehr natürliche Grundlage haben in einer Verschiedenheit der geschlechtlichen Betätigung. In jedem heterogonen Generationswechsel zeugen die auf den Gesamteyclus verteilten Weibchen ihre Nachkommen teils ohne Befruchtung der Eier auf parthenogenetischem Wege, teils mit einer solchen nach vorausgegangener Begattung. Es ist leicht verständlich, wenn diese verschiedenen Zeugungsformen die Organisation divergierend beeinflussen. Zunächst in dem Genitalapparat, wo insbesondere die mit der Begattung und Befruchtung in Verbindung stehenden Teile ja für die parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen völlig überflüssig geworden sind. Anfänge einer Reduktion solcher Teile finden wir bei den Eichen-Gallwespen[74], wo bei den parthenogenetischen Weibchen die Kapsel des Samen-Receptaculums kollabiert, seine Anhangsdrüse rückgebildet erscheint. Noch weiter vorgeschritten ist das bei gewissen Familien der Pflanzenläuse, bei den Aphidinen und den Pemphiginen[75], wo das den bisexuellen Weibchen stets zukommende Receptaculum gänzlich den parthenogenetischen Formen fehlt. Oder aber, bei einem marinen Cladoceren, bei der Gattung Evadne[76], mangelt den parthenogenetischen Weibchen die trichterförmige Schalenöffnung, welche dem Brutraum der bisexuellen Weibchen zukommt und wahrscheinlich als Begattungsöffnung dient. Erstere können also gar nicht befruchtet werden, und das kommt bei Rädertieren, insbesondere bei den Gattungen Asplanchna und Hydatina, in einer rein physiologischen Form zum Ausdruck, insofern daselbst zwei Weibchentypen auftreten, von denen die einen, die sogenannten auf rein parthenogenetischem Wege nur Weibchen erzeugenden Weibchen-Weibchen, überhaupt nicht mit Erfolg befruchtet werden können, für die anderen, die auf parthenogenetischem Wege nur Männchen hervorbringenden Männchen-Weibchen, dies aber sehr wohl möglich ist, worauf aus deren befruchteten Männcheneiern die Dauereier hervorgehen[77].

Es können innerhalb dieser gleichen heterogonen Zyklen Eier und Brut die Veranlassung abgeben zur Herausbildung von Divergenzen. Bei dem eben erst genannten Cladoceren Evadne ist allein der Brutraum der bisexuellen Weibchen von umfangreichen kubischen Zellen ausgekleidet, deren Sekrete zum Aufbau der dicken Schale der Dauereier dienen[78]. Bei den gleichfalls eben genannten

Pflanzenlausfamilien der Aphidinen und Pemphiginen sind die den parthenogenetischen Formen zukommenden Schmierdrüsen des Genitalapparates, deren Funktion in Beziehung zur Eiablage steht, bei den bisexuellen Weibchen in Wegfall gekommen, da sie hier infolge deren Viviparität entbehrt werden können[75]. Bei den verschiedenen Formen der Eichengallwespen mit ihren häufig so überaus stark abweichenden Gallengebilden kann innerhalb derselben Art der Legestachel bald kurz, dick und stark, wenig gebogen sein, wenn es gilt, nur die Blattepidermis zur Unterbringung des Eies anzuschneiden, bald lang, dünn, spiralig aufgerollt, wenn er sich tief in eine Knospe zwischen deren Deckschuppen hindurch einarbeiten muß[74].

Die Verschiedenheiten greifen endlich innerhalb der nämlichen Zyklen über auf den äußeren Habitus. Unter den Rädertieren bietet uns einen solchen Fall die Asplanchna sieboldi[78]. Da gehen aus den befruchteten Dauereiern stets schlauchförmige Weibchen mit abgerundetem Hinterende hervor, wie es typisch die Figur 675 A zeigt; späterhin aber erscheinen ganz anders gestaltete Weibchen

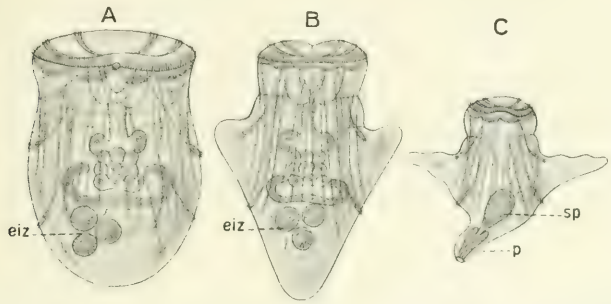


Fig. 675. Die Geschlechtstypen von Asplanchna sieboldi: A und B Weibchenformen, C Männchen. (Nach v. Daday[78].) eiz Eizellen, p Penis, sp Spermarium.

(Fig. 675 B), sie besitzen einen konisch nach hinten zugespitzten Körper und vor allem vier lappenförmige Auswüchse, welche rechts und links, rücken- und bauchwärts die Mitte des Körpers einnehmen. Sie ähneln so in ihrer Form den kleinen Männchen (Fig. 675 C) und treten in reinster Ausbildung vor allem am Ende des Zyklus, also als Männchen-Weibchen auf. Es ist möglich, daß die fortgesetzte Parthenogenese zum wenigsten mitverantwortlich gemacht werden muß für die Umgestaltung des Normaltypus, wie ihn die gleichmäßige Schlauchform als ursprünglichen Asplanchnatypus zweifellos darstellt. Es bestehen ähnliche derartige Zusammenhänge dann auch noch bei anderen Rädertieren, so bei Anuraea aculeata[79], wo die langen Stacheln des Panzers der Ausgangsformen im Verlaufe des Zyklus stetig verkürzt werden, so bei Brachionus pala[80], wo umgekehrt aus einer stachellosen Form solche mit langen Hinterdornen allmählich sich herausbilden.

Derartige morphologische Differenzen erreichen ihren Höhepunkt bei den Pflanzenläusen, in deren Generationswechsel die verschiedenen Phasen zumeist durch ebensoviele verschiedene weibliche Gestalten vertreten werden, Gestalten, deren auffallendste Gegensätze in dem Besitz oder Nichtbesitz von Flügeln sich ausprägen[81]. Ich möchte das hier nur an einem einzigen Beispiel darlegen, an der Reblaus, Phylloxera vastatrix[82]. Die Frühjahrsstammform eines jeden Zyklus, die Fundatrix, weist einen rundlichen, stark angeschwollenen gelbgrünlichen Körper auf, dessen breite Seitenränder die Beine von oben her völlig verdecken, sie lebt in Blattgallen, beutelförmigen Aussackungen der Blattoberfläche (Fig. 676B). Ihre rein parthenogenetisch sich vermehrenden Generationen werden abgelöst durch Wurzelbewohner, welche an die Wurzeln der Rebe wandern, sich hier festsaugen und durch ihren Stich die sog. Nodositäten der Rebenwurzeln erzeugen. Ihre Form (Fig. 676A) ist ziemlich gestreckt, der leicht grünlich gefärbte Körper schlank und von länglich ovalem Umriß, so daß die Beine von obenher alle sichtbar sind. Auch sie treten als rein parthenogenetisch sich fortpflanzende Weibchen auf, deren sieben bis acht Generationen ihren Abschluß finden durch das Auftreten geflügelter Formen (Fig. 676C). Und diese sind nun viel höher organisiert als die vorausgehenden Gallen- und Wurzelbewohner: ihr schlanker Körper zeigt eine klare Gliederung in Kopf, Thorax und Abdomen, der Kopf ist der Träger sehr viel vollkommnerer Sinnesorgane, dem Thorax sitzen neben langen Gehbeinen zwei Paar von Flügeln an, sein Inneres ist von einer starken Flugmuskulatur erfüllt, das Abdomen ist schmal und langgestreckt. Die Körperfarbe ist gelb. Diese geflügelten Formen sind nochmals parthenogenetische Weibchen, ihre Nachkommen sind die bisexuellen Geschlechtsformen, weshalb man sie als Sexuparae zu bezeichnen pflegt. Und die Geschlechtsformen selbst endlich (Fig. 676D, E) sind wieder flügellos, von langgestrecktem ovalen Umriß, mit wohlentwickelten Fühlern und Beinen, aber reduzierten Mundwerkzeugen, wie wir bereits hörten. Aus dem befruchteten Ei dieser Sexuales — jedes Weibchen legt nur ein einziges Ei — geht dann wiederum im nächsten Frühjahr die Fundatrix hervor. Wir sehen, da haben wir innerhalb des Gesamtzyklus nicht weniger als vier verschiedene Weibchenformen vor uns, in ihrer Gestalt zweifellos nicht zum wenigsten bestimmt durch die Lebensart: plumpe schwerfällige Gallenbewohner und ähnliche wenig bewegliche, gleichfalls an den Ort gebannte Wurzelbewohner, beide Typen aufgehend in der äußersten Ausnützung der Futtersäfte an der einmal befallenen Nährpflanze; daneben geflügelte Sexuparae, deren Verbreitungsmittel eine Ausstreuung und Verbreitung der Artindividuen über weite Gebiete hinweg ermöglichen, die in dieser Hauptaufgabe so völlig aufgehen, daß sie kaum irgendwelche Nahrung zu sich nehmen; daneben schließlich die bisexuellen vollwertigen Geschlechter, sich gänzlich erschöpfend in der Betätigung geschlechtlicher Funktionen, bei ihnen daher direkter Ausschluß jeglicher Nahrungsaufnahme, keine so starke Bindung an den Ort wie bei Gallen- und Wurzelläusen. Insbesondere erweisen sich die Männchen als recht bewegliche Geschöpfe, wenn sie sich auf der Suche nach den Weibchen befinden, und die Männchen vieler Aphidinen sind zu

diesen Zwecken sogar noch geflügelt. Wie denn überhaupt die Generationenfolge der Reblaus keineswegs die höchste Ausbildungsstufe derartiger Verhältnisse darstellt, ganz abgesehen davon, daß der geschilderte vollständige Generations-

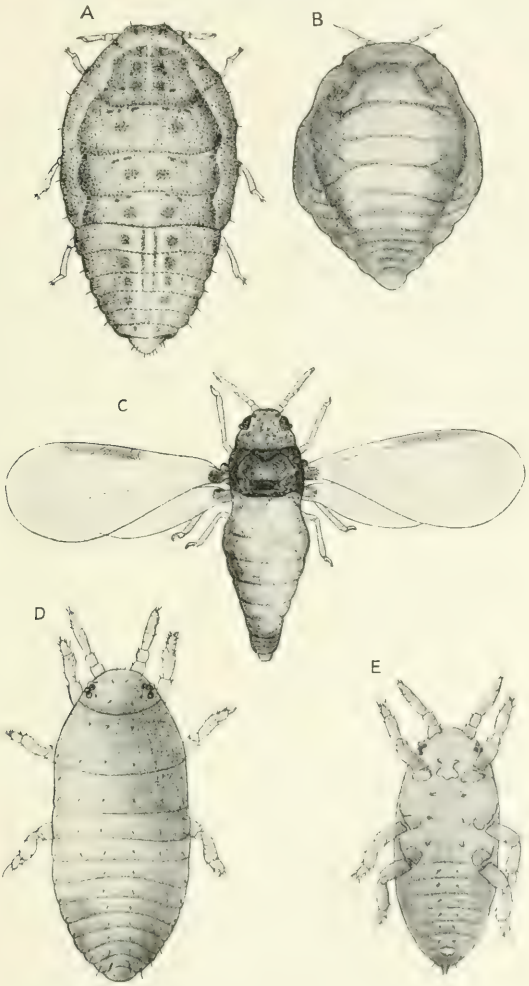


Fig. 676. Die Geschlechtsformen der Reblaus: A Wurzellaus, B Gallenlaus, C geflügelte Sexupara, D bisexuelles Weibchen, E Männchen. (Nach GRASSI[82].)

zyklus sich nur unter besonders günstigen Verhältnissen verwirklicht, nämlich bei hoher Temperatur und auf der amerikanischen Rebe, während in den nördlichen Klimaten und auf den europäischen Reben fast stets alle Generationen bis auf die flügellosen Wurzelläuse ausgeschaltet werden. Die verwickelsten Generationsfolgen zeigen solche Pflanzenläuse, die im Verlaufe ihrer Zyklen einen Wechsel der Wirtspflanzen vornehmen, da können bis zu sieben verschiedene Weibchenformen auftreten. Und diese Formenspaltung scheint in einzelnen Fällen so eingreifender Natur zu sein, daß sie die Grundlage abzugeben vermag für die Herausbildung neuer Arten, durch Herauslösung und Selbständigwerden einzelner Formen des Zyklus. So scheint bei der Gattung Chermes die nur aus geflügelten und ungeflügelten Weibchen bestehende Art viridanus sich aus Chermes viridis abgespalten zu haben[83], so piceae aus Chermes nüsslini [84].

Eine gewisse Vorstufe der fixierten Verhältnisse der Blattläuse zeigen die Blasenfüßler oder Thysanopteren[85]. Da folgen bei Thrips nigropilosa und bei Cryptothrips in ganz unregelmäßigem Wechsel Generationen geflügelter und flügelloser Weibchen aufeinander, da sind bei Anaphothrips virgo alle Herbstweibchen stummelflügelig, alle Sommerweibchen langgeflügelt. Noch eigenartiger ist die Parallele zu der Ausprägung beweglicher und wenig beweglicher Weibchenformen, wie sie eine unter den Schuppen eines Geckos lebende Milbenart aufweist[86]. Die Weibchen des Pterygosoma tarentulae treten in zwei Gestalten auf: die eine ist stark in die Breite gezogen, dazu über und über von kräftigen Borsten besetzt, welche als Widerhaken wirkend ihren Träger an den Ort unterhalb der Schuppen festbannen; die zweite ist kreisrund, entbehrt fast völlig der Chitinborsten, bleibt daher beweglich und vermittelt die Verbreitung durch Überwanderung von einem Wirtstier zum anderen.

Verschiedenartige sexuelle Betätigung ist es auch, welche bei den sozialen Hymenopteren einen Polymorphismus weiblicher Wesen hervorruft. Wirksam ist aber hier der unmittelbare Gegensatz von sexueller Betätigung und Nichtbetätigung. Er hat die weiblichen Formen geschieden in normal funktionierende vollwertige Weibchen und in geschlechtlich reduzierte Arbeitertypen. Innerlich prägt sich das aus in der Rückbildung des Genitalapparates der letzteren[86], wobei der Grad dieser Rückbildung in ziemlich genauer Korrelation steht zur Entwicklungshöhe des betreffenden sozialen Gemeinwesens. Bei den Anfangsstufen, wie sie die Wespen- und Hummelstaaten zeigen, da bietet der Geschlechtsapparat der Arbeiterinnen keinen allzugroßen Gegensatz zu dem der Königinnen, er ist in allen seinen Teilen, Geschlechtsdrüsen, Samentasche und Ausführwegen noch wohlentwickelt und nur in den Größendimensionen etwas reduziert. Auch vermögen diese Arbeiterinnen unter bestimmten Umständen, vor allem bei Verlust der Königin, noch Eier zu legen, sie sind eigentlich nichts weiter als jungfräuliche Hilfsweibchen. Es steigern sich diese Gegensätze dann bei den Meliponen und noch mehr bei der Honigbiene, wo bei den Arbeiterinnen der letzteren insbesondere der Samentaschenapparat nur noch in Rudimenten erhalten ist; es erreichen die Gegensätze ihr Maximum bei den Ameisen, wo wir die mannigfachsten Rückbildungsstufen bis zum schließlichen völligen Verlust des gesamten

Genitalapparates (bei Tetramorium, Solenopsis, Eciton) antreffen. Die Differenzen greifen über auf die Größe des Körpers. Wieder sind da die Gegensätze am geringsten bei Wespen und Hummeln, stärker bei Bienen und am allerstärksten bei Ameisen, wo in einzelnen Fällen die Vollweibchen wahre Riesen gegenüber ihren Arbeiterinnen vorstellen, wo bei der indoafrikanischen Carebara oder dem afrikanischen Dorylus conradti (Fig. 677) den zwanzig Millimeter langen Königinnen winzige Arbeiter von wenigen Millimetern Körperlänge gegenüberstehen[87]. Die Differenzen erstrecken sich auf die Körperform, und hier kämen nun alle die mannigfachen Anpassungen in Frage, welche beide Typen in Ausübung ihrer Sonderaufgaben durch Weiterbildungen, Um- und Rückbildungen erworben haben, deren Aufzählung im einzelnen uns aber gar zu weit von unserem eigentlichen Thema entfernen würde[88]. Im übrigen auch hier am stärksten ausgeprägt bei den Ameisen, wo die Arbeiter gegenüber den Weibchen die Flügel ganz verloren haben, sie nur vereinzelt noch in Spuren aufweisen[89], wo diese Flügelreduktion sogar auf eine Umgestaltung der inneren Organisation hinwirkt, die dem Fluge förderlichen Tracheenblasen von Thorax und Abdomen zum Schwinden bringt[90]. Vielfach sind es einzig und allein die Ernährungsverhältnisse während des larvalen Lebens, welche ausschlaggebend die Entwicklung nach der einen oder nach der anderen Richtung hin beeinflussen, doch ist der gesamte Ursachenkomplex damit keineswegs völlig gegeben, insbesondere erweisen sich bei den höheren Typen innere vorbestimmte Veranlagungen als bedeutsame mitwirkende Faktoren[91]. Alles in allem sind es zwei auseinander strebende Tendenzen, welche den Dimorphismus der sozialen Hymenopterenweibchen hervorrufen, auf der einen Seite möglichst starke Ausprägung der eigentlichen weiblichen Geschlechtsfunktionen bei den Königinnen, auf der anderen Seite deren Unterdrückung bei den Arbeiterinnen. Erstere werden zu eierlegenden Geschlechtsmaschinen, letztere zu geschlechtslosen Neutren, was sich dann nicht nur in morphologischer sexueller Rückbildung äußert, sondern auch in einem Schwunde sexueller Instinkte und Anziehungskräfte. Mit Arbeiterinnen zusammengesetzte männliche Wespen ignorierten dieselben vollständig oder ließen, wenn sie sich einmal durch die besondere Größe einer Arbeiterin zu einer An-

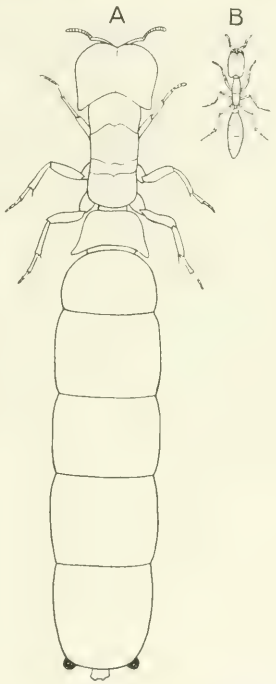


Fig. 677. Königin (A) und mittelgroßer Arbeiter (B) von Dorylus conradti, bei gleicher Vergrößerung. (Nach Emery[87].)

näherung versucht fühlten, unmittelbar danach wieder von ihr ab[92]. Wogegen allerdings bei Ameisen Paarungen zwischen Männchen und Arbeiterinnen beobachtet worden sind[90].

Ob und wie weit natürliche sexuelle Reduktionen als wirksame Ursachen in Betracht kommen für den Dimorphismus weiblicher Taschenkrebse aus der Familie der Portuniden, läßt sich nicht klar durchschauen. Die Tatsachen[93] sind die, daß bei den Weibchen von Neptunus- und Thalamita-Arten neben normalen Formen mit breitem, gerundetem, an den Rändern stark behaartem Hinterleib, mit frei beweglichen Abdominalsegmenten, mit kräftigen, dicht und dunkel behaarten Abdominalextremitäten, daß neben solchen andere Weibchen sich finden, deren Hinterleib schmal und gradlinig begrenzt erscheint, deren Abdominalsegmente größtenteils miteinander verschmolzen sind, deren Abdominalextremitäten ebenso wie die abdominalen Seitenränder ihre starke Behaarung verloren haben. Es nähern sich diese Weibchen in ihrem Habitus dem männlichen Geschlecht, sexuell scheinen sie völlig funktionslos zu sein, da auch ihre sonst als große tiefe Gruben sich ausprägenden Genitalöffnungen auf schwache strichförmige Furchen zurückgebildet sind. Man möchte am ehesten noch glauben, daß schädigende Wirkungen von seiten parasitischer Infektion hier mit im Spiele wären, führend etwa zu dem Ergebnis einer parasitären Kastration.

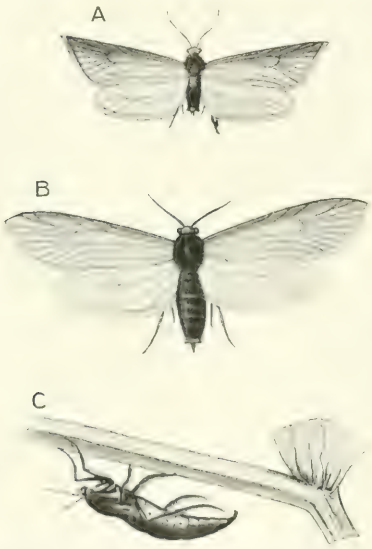


Fig. 678. Die Geschlechtsformen von Acentropus niveus: A Männchen, B langgeflügeltes Weibchen, C kurzflügeliges Weibchen. (Nach Ritsema[94].)

Dann aber gibt es einen Dimorphismus des weiblichen Geschlechts, dem keinerlei Divergenz der sexuellen Fortpflanzungsart vorausgeht, sondern der einzig und allein begründet ist in irgendwelchen divergierenden Lebensformen oder Lebensgewohnheiten innerhalb des weiblichen Individuenkomplexes der betreffenden Art. Derartige verschiedene Lebensformen können noch im unmittelbaren Bereich der geschlechtlichen Funktionen gelegen sein, sich etwa auf die Eiablage erstrecken. So ist es bei den Weibchen eines Kleinschmetterlings aus der Familie der Pyraliden, des Acentropus niveus[94]. Von ihm gibt es zwei Weibchenformen, eine mit vollkommen ausgebildeten Flügeln (Fig. 678B) und dadurch den Männchen (Fig. 678A) ähnelnd, und eine zweite mit kurzen rudimentären

Flügelstummeln (Fig. 678C). Die ersteren führen ein Luftleben wie die meisten Insekten, zumeist in unmittelbarer Nähe von Gewässern, die kurzflügeligen Weibchen dagegen sind zu Wassertieren geworden, die mit Hilfe ihrer behaarten Ruderbeine geschickt zu schwimmen vermögen und nur zum Vollzuge der Kopula aus dem Wasser emportauchen, um dem dicht über der Wasseroberfläche suchend seine Kreise ziehenden Männchen das Analende entgegen zu strecken. Diese eigenartige Anpassung steht in engstem Zusammenhang mit dem Wasserleben der Raupen, die, wie auch bei so manchen anderen Pyraliden, von Wasserpflanzen sich nähren, aber nicht wie zumeist von oberflächlich treibenden Pflanzen, sondern von tief untergetauchten Gewächsen, wie Potamogeton, Myriophyllum und anderen. An ihnen vermag eben besser ein zum Tauchen befähigtes Weibchen die Eiablage vorzunehmen.

Es schwindet schließlich jegliche Beziehung zur unmittelbaren geschlechtlichen Betätigung, und es sind Einflüsse weit allgemeinerer Natur, welche eine Mehrgestaltigkeit innerhalb zusammengehöriger weiblicher Artgenossen hervorrufen können. Ein treffliches Beispiel solcher Art bieten uns die weiblichen mimetischen Schmetterlinge[95]. Wir werden im nächsten Kapitel noch ausführlicher hören, daß die weiblichen Schmetterlinge in weit höherem Maße zu mimetischen Anpassungen hinneigen als die Männchen. Es ist einfach erhöhtes Schutzbedürfnis, das im Interesse der Arterhaltung bei den eiertragenden Weibchen sich geltend macht. Das führt zunächst zu einem einfachen Dimorphismus zwischen Männchen und Weibchen, kann aber einen weiteren Dimorphismus oder gar Polymorphismus innerhalb des weiblichen Geschlechtes selbst hervorrufen, wenn sich die Weibchen der betreffenden Art nicht mit der Nachahmung eines einzigen geschützten Modells begnügen, sondern wenn sie mehrere sich zum Vorbilde nehmen und dann bald diesem, bald jenem Modell gleichen. So kommt der zeylonische Papilio polytes zu drei verschiedenen Weibchenformen, einer ersten, welche dem Männchen noch ziemlich ähnlich ist, einer zweiten, die den Papilio aristolochiae, und einer dritten, die den Papilio hector nachahmt. Das unübertrefflichste Beispiel dieser Art ist indessen der afrikanische Papilio dardanus, dessen im wesentlichen über das ganze tropische Afrika hinweg gleichgestalteten Männchen nicht weniger als sieben verschiedene Weibchenformen gegenüberstehen (Fig. 679). Der primitive Typus hat sich erhalten auf den Komoren in der Varietät humbloti, bei welcher die typischen Papilionidenmerkmale wie intensiv gelbe Flügelgrundfarbe, schwarze Querbänder, geschwänzte Hinterflügel sich in beiden Geschlechtern fast ohne irgendwelche Verschiedenheiten zeigen (Fig. 679M). Auf Madagaskar, in Abessinien und im Somaliland erscheint das Weibchen bereits ein wenig abgeändert, die Grundfarbe seiner Flügel ist mehr ockergelb, die dunklen Binden sind mehr braun, ein dunkles Vorderrandband ist beträchtlich verdickt (meriones, Fig. 679A); noch stärker ist die Abänderung im Verbreitungsbezirk der Delagoabai, wo zwar die blaßgelbe Grundfarbe noch erhalten geblieben ist, dafür aber der Schwanzfortsatz der Hinterflügel bis auf spärliche Reste oder ganz geschwunden ist (trimeni). Und das führt uns über zu einer ersten echt mimetischen Weibchenform, der Forma hippocoon (Fig. 679B), welche zuweilen

gleichfalls noch Rudimente des Schwanzfortsatzes erkennen läßt, im übrigen aber in der weißen Grundfarbe und den breiten schwarzen Streifen dem ge-

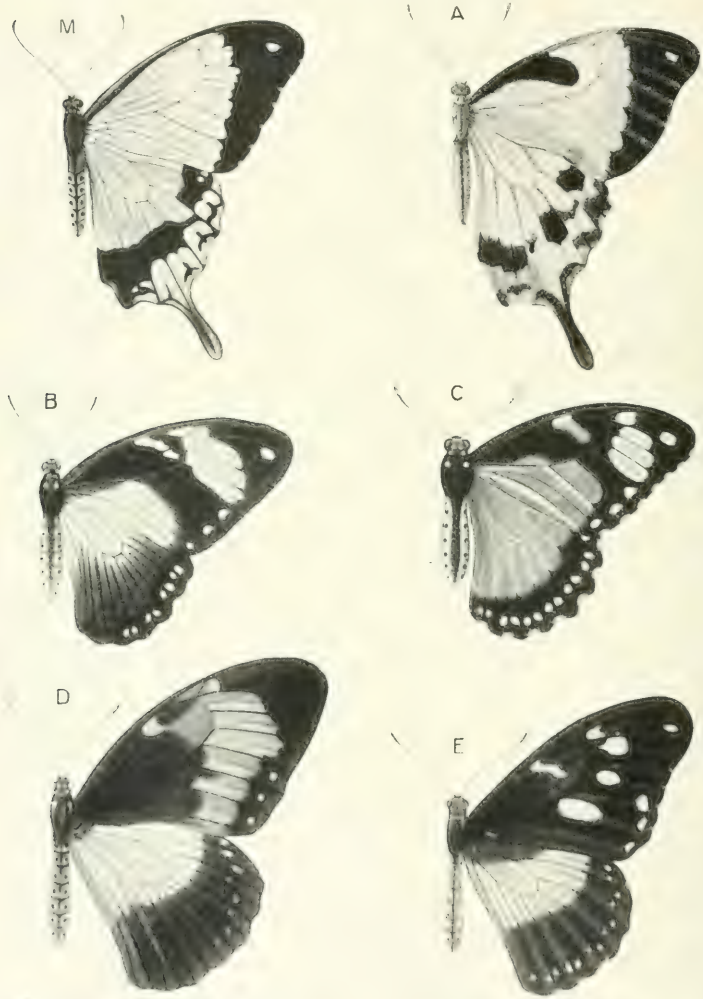


Fig. 670. Die Geschlechtsformen des Papilio dardanus: M typische Männchenform, A—E Weibchenformen (A meriones, B hippocoon, C trophonius, D planemoides, E cenea). (M, A, D, E nach Eltringham[95], B, C nach Haase[95].)

schützten Falter Amauris niavius gleicht, vom Victoria Nyanza bis Südafrika verbreitet ist. In weiterer Umbildung geht aus hippocoon hervor die Forma trophonius (Fig. 679C), bei welcher die Flügelgrundfarbe hellrotbraun erscheint und weiße bis gelbliche Flecken sich nur noch auf der Vorderflügelspitze erhalten haben. Ihr geschütztes Modell bildet Danaida chrysippus, die Form ist ebenso weit verbreitet wie hippocoon. Eine weitere Weibchenform stellt planemoides (Fig. 679D) dar, sie trägt auf dunkelbraunem Grunde eine braungelbe Querbinde über die Vorderflügel, eine weiße Querbinde über die basale Hälfte der Hinterflügel, ihr Modell ist die Planema poggei, ihr Verbreitungsgebiet Mittelafrika. Und eine letzte Form ist endlich gegeben in cenea (Fig. 679E), im südlicheren Afrika vor allem auftretend und die Amauris echeria nachahmend, mit gelblichen oder weißlichen Flecken auf den Vorderflügeln und mit gelbbrauner Binde der Hinterflügel. Wir müssen uns vorstellen, daß der Weibchentypus von Papilio dardanus an sich zu starker Variation hinneigte, wie es ja noch in weniger auffallendem Maße die Typen meriones und trimeni zeigen, und daß dann von den auftretenden Farbenvariationen alle die erhalten blieben und in der eingeschlagenen Richtung sich vervollkommneten, welche den geschützten Faltern der betreffenden Verbreitungsgebiete nahe kamen. Es kann dann die gleiche Lokalität gleichzeitig nebeneinander mehrere verschiedene Weibchenformen beherbergen, am Victoria Nyanza treten beispielsweise neben dem stets uniformen Männchen die drei Weibchentypen hippocoon, trophonius und planemoides auf. Sie alle können auch gleichzeitig nebeneinander aus demselben Eigelege hervorkommen, und die Gesetze, nach denen sich die einzelnen Weibchentypen schließlich manifestieren, scheinen den Mendelschen Vererbungsregeln zu folgen. Man hat in diesem Sinne mancherlei Versuche hypothetischer Art unternommen, sichere Grundlagen aber bisher allein gewonnen für den Polymorphismus der Weibchen eines anderen Falters, des Papilio memnon[96]. Neben einem überall gleichartigen Männchen mit schwarzen, bläulich beschuppten Flügeln (Fig. 680A) zeigt dieser auf Java und den Nachbarinseln verbreitete Falter wiederum drei verschiedene Weibchenformen. Diese weisen zunächst sämtlich einen roten oder gelben Wurzelfleck auf den Vorderflügeln auf, sind aber im übrigen recht verschieden voneinander. Am nächsten dem männlichen Aussehen kommt noch der Typus laomedon (Fig. 680B), dessen Vorderflügel ins Bräunliche aufgehellt und dessen Hinterflügel durch deutliche Fleckenreihen ausgezeichnet sind. Stärker abweichend verhält sich der Typus agenor (Fig. 680C), bei dem eine breite weiße Querbinde der Hinterflügel neu hinzugetreten ist, und ganz anders gestaltet ist achates (Fig. 680D), wo das Weiß der Hinterflügel sich noch weiter ausgebreitet hat, diese Hinterflügel zudem noch mit typischen Schwalbenschwanz-Fortsätzen versehen sind. Alle diese verschiedenen Weibchentypen besitzen genau die gleichen Raupenformen, sie können zu mehreren gleichzeitig aus dem nämlichen Eigelege hervorgehen, und dabei hat sich nun ergeben, daß ihr Auftreten bestimmt wird nach den Zahlen- und Dominanzgesetzen der Mendelschen Vererbungsregeln. Achates dominiert über agenor und agenor über laomedon, letzterer Typus ist also am stärksten

rezessiv. Wie weit aber dann der Entstehung der verschiedenen Weibchenformen von Papilio memnon mimetische Erscheinungen zugrunde liegen, ist keineswegs bis jetzt klargestellt.

Und damit kämen wir zu solchen Fällen von weiblichem Polymorphismus, deren biologische Grundlagen uns gänzlich unbekannt sind. Das gilt beispielsweise von einem Pieriden des indoaustralischen Archipels, von der Catopsilia

Fig. 680. Die Geschlechtsformen von Papilio memnon: A Männchen, B—D Weibchenformen (B laomedon, C agenor, D achates). (Nach Wallace[96].)

pomona, wo neben dem weiß oder hellgelb gefärbten Männchen wiederum drei Weibchenformen auftreten, eine hochgelbe Form mit wenig Schwarz, eine weiße Form mit zunehmendem Schwarz und endlich nochmals eine gelbe Form mit sehr viel Schwarz[97]. Das gilt von den verschiedenen Farbenvarietäten der Weibchen einzelner Aeschnaarten, die teils den Männchen gleichen, teils abweichend gefärbt sind[98]. Das müssen wir vorläufig hinnehmen für einzelne Fälle, bei denen nicht Färbungs-, sondern Formverschiedenheiten dem Polymorphismus zugrunde

liegen. Hier wären etwa zu nennen die Weibchen mancher Schwimmkäfer[99], deren Flügeldecken bald gefurcht, bald ungefurcht erscheinen und die daher zum Teil den stets glatten Männchen gleichen, zum Teil von ihnen verschieden sind. Zunächst gehen schon die Meinungen über die Bedeutung der Furchen recht sehr auseinander. Sicher dienen sie nicht dazu, um den Männchen das Festklammern beim Begattungsakte zu ermöglichen (vergl. S. 316), plausibler wäre schon, daß sie dem von Eiern beschwerten vollreifen Weibchen die Adhäsion an der Wasseroberfläche während des Atmens erleichterten. Zweifelhaft ist ferner, ob die Furchen als solche etwa von den Elytrenfurchen landbewohnender Carabiden-Vorfahren abzuleiten sind, sicher ist nur, daß ein allmählicher Rückbildungsprozeß dieser Furchen im Gange ist. Aus dem Tertiär sind Dytiscidenweibchen nur mit gefurchten Flügeldecken bekannt, und innerhalb der lebenden Formengruppen können wir alle nur denkbaren Übergangsstufen aufstellen von Arten mit ausschließlich gefurchte Flügeldecken tragenden Weibchen (Dytiscus latissimus) über solche, bei deren Weibchen die Furchen am Hinterende der Elytren ausgeglichen sind (Dytiscus punctulatus) oder deren Weibchen daneben auch schon ganz glatte Flügeldecken tragen (Dytiscus marginalis), bis zu Endformen, bei denen die Weibchen zumeist (Dytiscus circumcinctus) oder stets (Dytiscus circumflexus) glatte Elytren aufweisen. Es ist ganz offenbar, daß der Dimorphismus der Weibchen von Dytiscus marginalis oder circumcinctus nichts anderes bedeutet als einen hin und her schwankenden Zustand zwischen den Endpunkten einer Entwicklungsreihe, die das Alte noch nicht völlig aufgegeben, das Neue noch nicht völlig in Besitz genommen hat. Und das mag auch gelten für manchen sonstigen Färbungs- oder Gestaltungsdimorphismus, insbesondere werden wir solches alsbald sehr bedeutsam hervortreten sehen beim männlichen Geschlecht. Damit ist natürlich über die biologischen und physiologischen Motive dieser Veränderungen selbst nichts weiter ausgesagt, wenn auch der Dimorphismus als solcher uns eher verständlich wird. Zuweilen aber fehlt auch dies, und es bleibt uns dann vorläufig gar nichts weiter zu tun als die Feststellung der Tatsachen. Bei manchen Ameisen kann zu der Kastenbildung noch ein von dieser letzteren völlig unabhängiger Dimorphismus innerhalb der Vollweibchen derselben Art treten. Bei einigen Arten von Leptothorax und Myrmica finden sich neben den typischen Weibchen ungewöhnlich kleine Weibchen, sog. Mikrogynen, bei anderen, wie etwa Polyergus und nochmals Leptothorax, neben den normalen Königinnen arbeiterähnliche flügellose Weibchen, sog. ergatogyne Weibchen[100]. Noch auffallender ist der Dimorphismus bei dem nordamerikanischen Lasius latipes[101], wo neben die normale weibliche Geschlechtsform, häufig in dem gleichen Nest, ein abweichender Typus tritt, ausgezeichnet durch stärker entwickelte Antennen, verbreiterte Beine und auffallende Körperbehaarung.

Der Polymorphismus des männlichen Geschlechts läßt sich unter weit einheitlicheren Gesichtspunkten betrachten. Unmittelbare sexuelle Betätigung ist bei seiner Ausprägung kaum wirksam, es fehlt der männlichen Geschlechts-

funktion die Mannigfaltigkeit möglicher Ausdrucksformen, es fehlt ihr vor allem die Kompliziertheit der mit der Brutversorgung verknüpften Folgeerscheinungen. Was aber dann positiv den männlichen Organismus vor dem weiblichen so besonders auszeichnet, das ist eine unvergleichlich viel stärkere Wandlungsfähigkeit seines Äußeren, ein höheres Anpassungsvermögen in dem Streben nach Vervollkommnung der Leistungen (vergl. dazu das folgende Kapitel, S. 719ff.). Begegnet man einem Organismus, der inmitten derartiger Umbildungsvorgänge begriffen ist, so wird sein Äußeres eine gewisse Unbeständigkeit aufweisen, neben den Merkmalen des alten Typus wird man neuere und neueste Zustände antreffen, ein Di- und Polymorphismus wird die Folge sein. Es fehlt solches nicht durchaus im weiblichen Geschlecht, wie wir ja gerade eben erst an dem Beispiel der Schwimmkäferweibchen erfahren haben, es verwirklicht sich das aber in

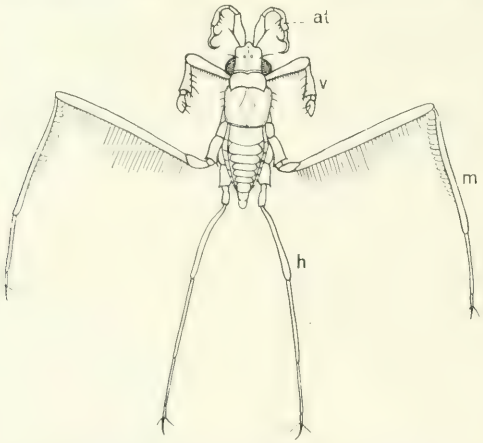


Fig. 681. Normales Männchen von Rheumatobates rileyi. (Nach Riley and Howard[103].) at Antennen, h Hinter-, m Mittel-, v Vorderbeine.

besonders ausgeprägter Form im männlichen Geschlecht. Bei einem Gammariden, Pontoporeia affinis[102], finden sich in Norwegen im Sommer nur Männchen mit kurzen Antennen, erscheinen aber im Spätherbst ganz vereinzelt solche mit längeren Fühlern. Letzterer Typus tritt in Norddeutschland im Herbst als Normalform auf, aber neben ihm macht sich bereits ein neuer Typus bemerkbar, in Männchen mit noch längeren Fühlern. Deren Gliederzahl steigt von dreißig bis vierzig Gliedern als Maximalzahlen des zweiten Typus auf sechzig bis siebzig beim dritten, in offenbarer Steigerung des Spürvermögens der Männchen. Das Männchen einer zu den Hydrometriden gehörigen Wasserwanze, des Rheumatobates rileyi[103], zeichnet sich vor seinem Weibchen aus durch eigenartig deformierte, gekrümmte und mit hakenartigen Fortsätzen ausgerüstete Antennen, durch starke Behaarung der langen Mittelbeine (Fig. 681); ihm stellt sich zur

Seite ein zweiter Männchentypus, bei welchem der antennale Klammerapparat noch höher differenziert erscheint, bei dem aber außerdem auch noch die Schenkel der Hinterbeine sehr kräftig geworden sind und durch starke Krümmung,

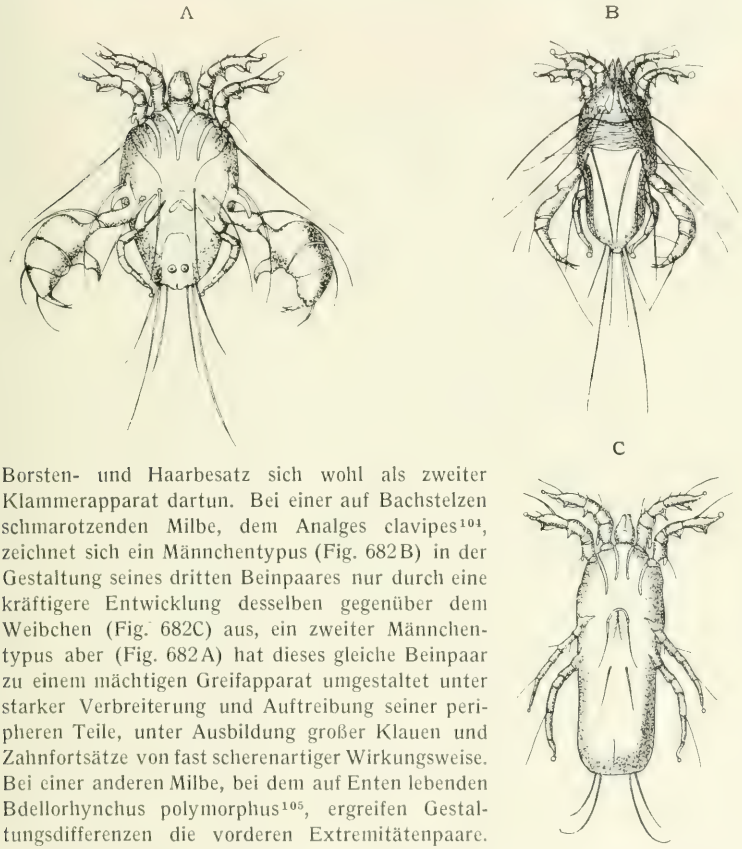


Fig. 682. Die Geschlechtsformen von Analges clavipes: A erste, B zweite Männchenform, C Weibchen. (Nach Berlese[104] aus Dahl[104].)

Borsten- und Haarbesatz sich wohl als zweiter Klammerapparat dartun. Bei einer auf Bachstelzen schmarotzenden Milbe, dem Analges clavipes[104], zeichnet sich ein Männchentypus (Fig. 682B) in der Gestaltung seines dritten Beinpaares nur durch eine kräftigere Entwicklung desselben gegenüber dem Weibchen (Fig. 682C) aus, ein zweiter Männchentypus aber (Fig. 682A) hat dieses gleiche Beinpaar zu einem mächtigen Greifapparat umgestaltet unter starker Verbreiterung und Auftreibung seiner peripheren Teile, unter Ausbildung großer Klauen und Zahnfortsätze von fast scherenartiger Wirkungsweise. Bei einer anderen Milbe, bei dem auf Enten lebenden Bdellorhynchus polymorphus[105], ergreifen Gestaltungsdifferenzen die vorderen Extremitätenpaare. Da gleicht ein erster Männchentypus (Fig. 683B) wiederum im wesentlichen darin dem Weibchen (Fig. 683C), ein zweiter verhält sich sehr stark abweichend (Fig. 683A). Seine Cheliceren sind unvergleichlich viel stärker entwickelt, die Pedipalpen im Gegensatz dazu außerordentlich winzig geworden, dafür aber mit einem langen Tasthaar ausgestattet. Das erste Beinpaar trägt an Stelle einfacher

Chitinhaare eine sehr lange, mit kleinen Tasthöckerchen besetzte, geißelartige Borste. Und ähnliche Divergenzen finden sich dann auch unter den Männchen echter Spinnen, so bei Linyphia montana, wo Männchen mit stärker und mit schwächer entwickelten Cheliceren auftreten, so bei Tarentula barbipes, wo die Vorderschienen der Männchen bald stärker, bald schwächer behaart sind und so fort[106].

Diese verschiedenartigen Männchentypen stehen aber nun keineswegs einander schroff gegenüber, sie sind vielmehr häufig durch ganze Reihen von

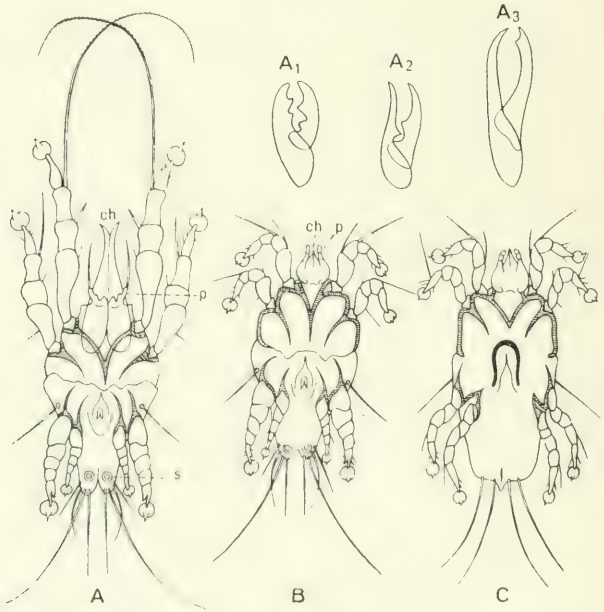


Fig. 683. Die Geschlechtsformen von Bdellorhynchus polymorphus: A erste, B zweite Männchenform, C Weibchen; A_{1-3} drei verschiedene Chelicerenformen des ersten Männchentypus. (Nach Trouessart[105].) ch Cheliceren, p Pedipalpen, s Kopulationssaugnapf.

Übergangsformen verbunden. Das finden wir beispielsweise bei der Milbengattung Analges in der Gestaltung des eben besprochenen dritten Beinpaares der Männchen, das prägt sich aus in den wechselnden Graden von Länge und Form der Cheliceren bei Bdellorhynchus-Männchen. Da sind einmal die Cheliceren noch relativ kurz, ist jeder ihrer Äste mit zwei Zähnchen besetzt (Fig. 683A_1), da werden die Chelicerenäste dann dünn und schmächtig und tragen nur je einen Zahn (Fig. 683A_2) und da verlängern sich endlich die Cheliceren zu sehr langen schlanken Gebilden, an denen nur noch der untere bewegliche Ast einen kleinen

Zahn aufweist (Fig. 683 A_5). Wir sehen hier offenbar ein Organ von einer niederen Entwicklungsstufe aus kontinuierlich übergehen in eine solche höheren Grades. Und das gewinnt die allgemeinere Bedeutung eines wirklich gestaltenden Prinzipes, wenn diese ursprünglich allein auf der Ausbildungsstärke bestimmter Körperteile beruhenden Verschiedenheiten der einzelnen Stufen übergreifen auf den Gesamtorganismus, wenn Ausbildungshöhe eines Körpermerkmals in gesetzmäßige Beziehung tritt zur Körpergröße[107]. Am schönsten läßt sich das

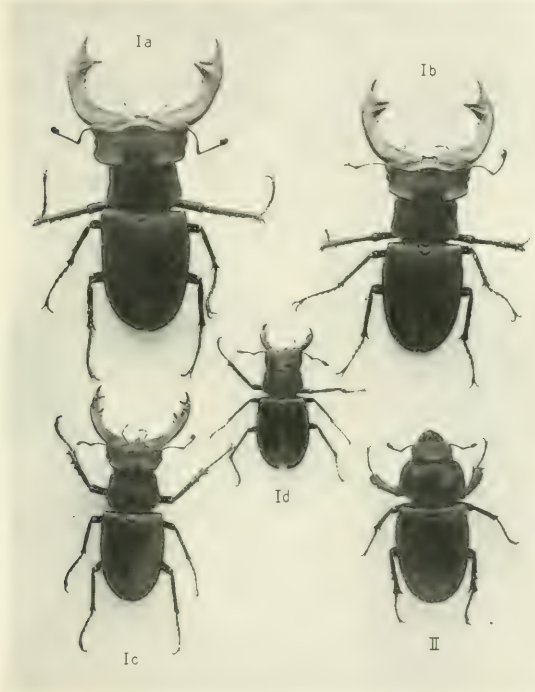


Fig. 684. Die Geschlechtsformen des Hirschkäfers (Lucanus cervus): Ia—d Männchentypen, II Weibchen. (Nach Photographien von Stücken aus den Sammlungen des Phyletischen Museums zu Jena.)

demonstrieren, wenn es sich um spezifische äußere Sexualmerkmale der Männchen handelt. Die zangenartigen Mandibeln der männlichen Hirschkäfer sind weitaus am stärksten entwickelt — nicht nur absolut, sondern auch relativ — bei den größten Männchen, sie werden zu schwächlichen und unscheinbaren Gebilden bei kleinen Männchen (Fig. 684). Bei einem anderen Lamellicornier,

bei dem afrikanischen Archon centaurus, steht der Ausbildungsgrad der Stirn- und Thorakalhörner in engster Beziehung zur gesamten Körpergröße, sie beherrschen bei den größten Männchen in ihrer abenteuerlichen Extravaganz den Gesamteindruck vollständig, sie sinken bei den kleinsten Männchen zu eben noch erkennbaren Vorsprüngen herab (Fig. 685). Am Anfang und Ende beider Reihen stehen Typen höchsten und niederen Entwicklungsgrades, beide miteinander verbunden durch alle nur denkbaren Übergänge. Es ist ein vielstufiger Polymorphismus vorhanden, durch dessen Endglieder stärkster Dimorphismus zum Ausdruck kommt und als solcher tatsächliche Verwirklichung findet, wenn die zahlreichen Mittelstufen in Wegfall kommen. Durch variationsstatistische

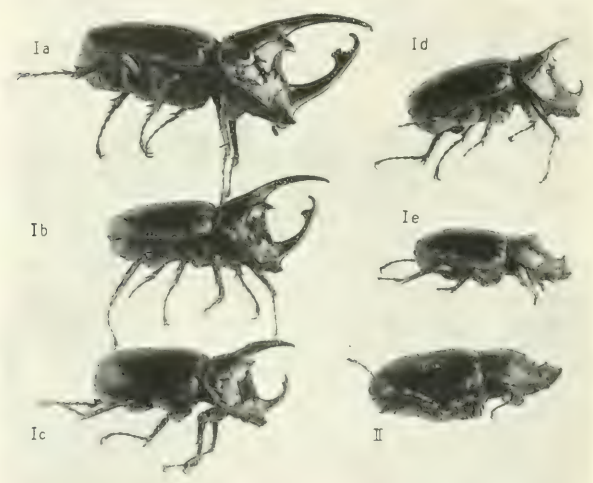


Fig. 685. Die Geschlechtsformen des Archon centaurus: Ia—e Männchentypen, II Weibchen. (Nach Photographien von Stücken aus den Sammlungen des Phyletischen Museums zu Jena.)

Untersuchungen läßt sich das als Vorgang direkt im einzelnen verfolgen. In einer solchen Individuengruppe ordnen sich die Werte des betreffenden Merkmals nicht um einen Mittelwert an, sondern um zwei verschiedene Mittelwerte, um einen niederen und um einen hohen. Ein Beispiel wird das vielleicht am besten veranschaulichen. Von fünfhundertdreiundachtzig Männchen des Ohrwurms (Forficula auricularia), die an einer bestimmten Lokalität gesammelt wurden, wies ein Teil nur ganz kleine Hinterleibszangen auf, andere zeigten diese in überaus mächtiger Ausbildung. Als man alle Werte samt ihren zugehörigen Frequenzzahlen in ein Quadratnetz eintrug, so wie es Figur 686 darstellt, erhielt man ein Variationspolygon mit zwei scharf ausgeprägten Gipfeln. Ein Teil der

Individuen gruppierte sich in den Längenwerten seiner Zangen um den ungefähren Mittelwert von dreieinhalb Millimetern, ein zweiter Teil um den Wert von etwa sieben Millimetern, sie bilden in Wahrheit zwei fast getrennte Typen, einen solchen niederen und einen zweiten höheren Grades, da die Zwischenwerte um fünf Millimeter Länge fast völlig ausgeschaltet sind. Zu ganz ähnlichen Variationspolygonen führt nun auch die Analyse der Hörnerbildungen der Lamellicornier, auch da stehen in Wirklichkeit maximalen Frequenzzahlen niederster und höchster Werte Minimalzahlen mittlerer Werte gegenüber, und kommen diese letzteren ganz in Wegfall, nun so erhalten wir eben die zwei getrennten dimorphen Typen, wie sie uns in wirklichem Bestehen etwa ein Krebstier aus der Familie der Tanaiden, die Leptochelia dubia, vorführen kann. Da gibt es kleinere Männchen, die nur kümmerlich entwickelte Scheren aufweisen, und da gibt es zweitens größere, die solche von ganz enormer Stärke tragen.

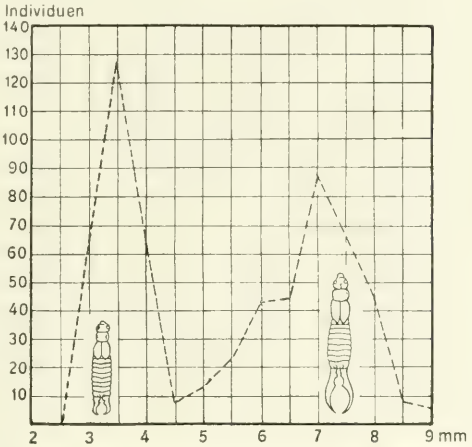


Fig. 686. Zweigipfliges Variationspolygon, gewonnen aus den Längenmaßen der Hinterleibszangen männlicher Ohrwürmer und umfassend eine Individuengruppe, die auf den der Küste von Northumberland vorgelagerten Inseln gesammelt wurde. (Nach Bateson and Brindley[107].)

Es ist offenbar, daß der besser ausgestattete Typus eine Fortentwicklung über das Maß des einfacheren Typus hinaus darstellt. Das läßt sich in besonders klarer Form an den polymorphen Männchen der Diplopoden erweisen[108]. Da treten beispielsweise bei Tachypodoiulus albipes, aber auch bei anderen, nicht weniger als drei verschiedene Männchen auf, sich unterscheidend in Körpergröße und Zahl (siebenundsechzig bis fünfundsiebzig, siebenundsiebzig bis fünfundachtzig, siebenundachtzig bis siebenundneunzig) der Beinpaare. Und der höhere Ausbildungsgrad der größeren Typen wird nun dadurch gewonnen, daß ein oder mehrere Sonderentwicklungsstadien durchlaufen werden, die Stadien der sog. Schaltmännchen, welche sich an die normalen Entwicklungsstadien anschließen und einer über das Normale hinausgehenden, förmlichen hypervegetativen Verlängerung des asexuellen Larvenlebens ihre Ausbildung verdanken.

Die Fortentwicklung zeigt sich darin, daß polymorphe Typen an einem und demselben Individuum in aufeinanderfolgenden Altersstadien auftreten können, daß jüngere Tiere einen niederen, ältere einen höheren Entwicklungstypus repräsentieren, beide aber durchaus im übrigen alle Kennzeichen und Fähig-

keiten der sexuellen Vollreife besitzen. An einem Taschenkrebs, dem Inachus scorpio[109], lassen sich zunächst zwei vollreife Männchenformen nachweisen. Eine erste ist durchschnittlich dreizehn bis fünfzehn Millimeter lang, trägt eine leicht angeschwollene Schere (Fig. 687 A), eine zweite erreicht eine Größe von neunzehn bis sechsundzwanzig Millimetern, ist im Besitze mächtig angeschwollener Scheren (Fig. 687 C). Da hätten wir also in ganz typischer Form eine niedere und eine hohe Entwicklungsstufe vor uns. Beide sind auch verbunden durch eine Zwischenform, aber nur durch eine solche hinsichtlich der Größe, einer Körperlänge von sechzehn bis achtzehn Millimetern, nicht hinsichtlich des auszeichnenden männlichen Merkmals der Schere, an welcher jede Andeutung einer Anschwellung fehlt (Fig. 687 B), und nicht hinsichtlich der geschlechtlichen Reife, die bei dieser Zwischenform zu einer ausgeprägten Unreife unter Schwinden der Spermarientätigkeit zurücksinkt. Die beiden sexuellen Volltypen sind also hier voneinander geschieden durch Einschaltung eines asexuellen Typus, der zumal im Winter, also außerhalb der Fortpflanzungszeit, auftritt und von jedem männlichen Individuum während seines Wachstums auf dem Wege von der niederen zur höheren Entwicklungsstufe durchlaufen werden muß. Man hat diese Form des männlichen Dimorphismus wohl auch als fakultativen bezeichnet, insofern er, abhängig von äußeren Verhältnissen, an veränderlichen Einzelpersonen in die Erscheinung tritt, im Gegensatz zu dem definitiven Dimorphismus, dem stets eine Mehrzahl individuell unveränderlicher Einzelpersonen zugrunde liegt.

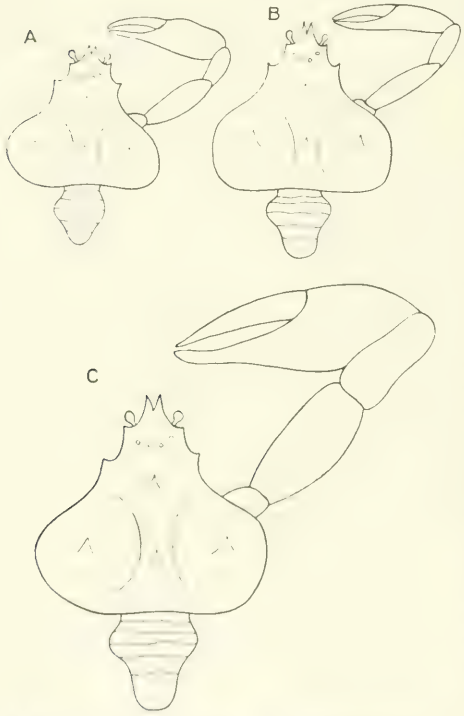


Fig. 687. Die männlichen Geschlechtstypen von Inachus scorpio: A niedere vollreife Stufe, B asexuelle Zwischenstufe, C hohe vollreife Stufe. (Nach Smith[109].)

Mit gutem Rechte dürfen wir annehmen, daß an der Ausprägung dieser im wesentlichen ja auf der Gestaltung äußerer Geschlechtsmerkmale beruhenden

Vielgestaltigkeit die gleichen Einflüsse wirksam tätig sind, die bedeutsam sind für die Herausbildung solcher Merkmale überhaupt. Das Besondere wäre dann hier nur, daß diese Einflüsse auf eine Gruppe verschiedenartig reagierender Organismen treffen. Dagegen ist sicherlich nicht zu halten die Meinung von einer Zurückführung dieser Mehr- und Vielgestaltigkeit auf die schädigenden Wirkungen parasitärer Einflüsse, wie man sie gelegentlich ausgesprochen hat[110].

Aufstieg der Entwicklung von niederen zu höheren Zuständen gab überall in den bis jetzt geschilderten Fällen den Anstoß zur Herausbildung eines männlichen Polymorphismus. Vereinzelt kann aber auch umgekehrt eine absteigende Entwicklung dazu führen. Hie und da begegnen wir bei den Insekten einer Rückbildung der Flügel auch im männlichen Geschlecht. So ist es beispielsweise bei einigen Vertretern der Perliden (vergl. S. 359), wo etwa bei Perla cephalotes (Fig. 352) die Flügel der Männchen kaum die Hinterleibsspitze erreichen, während sie bei den Weibchen weit darüber hinausragen, also ihre normale Ausdehnung besitzen. Und nun zeigt sich gerade bei der genannten Perla cephalotes, weiter aber auch noch bei einigen ähnlich sich verhaltenden Verwandten derselben, wie Perla maxima und Dictyopteryx microcephala, daß da zwei Männchentypen nebeneinander auftreten können, langgeflügelte von normalem Typus und kurzgeflügelte vom Reduktionstypus, beide an einzelnen Orten unmittelbar untereinander gemischt[111]. Oder einen zweiten Fall. Wir haben früher (S. 662) die so überaus stark zurückgebildeten Männchen der Feigeninsekten kennen gelernt. Zu ihren Merkmalen gehörte auch die Flügellosigkeit. Der Prozeß, der zu ihr hinführte, kann ganz abgeschlossen sein, er kann aber auch noch mitten in seiner Durchführung begriffen sein, und wieder treten dann zweierlei Männchen auf, geflügelte und ungeflügelte, bei Crossogaster, Heterandrium, Aëpocerus[112].

Es kann die Flügelrückbildung beide Geschlechter ergreifen. Aber dann ist sie mehrfach bei den Männchen noch im Gange, während sie bei den Weibchen schon völlig abgeschlossen ist, wieder begegnen wir bei ersteren einem Dimorphismus. Embia texana, ein Vertreter der dekadenten Orthopterenfamilie der Embiiden, weist neben stets ungeflügelten Weibchen teils ungeflügelte, teils aber auch noch geflügelte Männchen auf[113]. Bei allen Pflanzenläusen sind die bisexuellen Weibchen ungeflügelt. Bei Pemphiginen und Phylloxerinen sind es zugleich stets auch die Männchen, bei Aphidinen aber besitzen wohl manche Arten ebenfalls ungeflügelte Männchen, andere indessen geflügelte und wieder andere beide Sorten nebeneinander. Zu diesen letzteren gehören Aphis mali, Cladobius populeus, Chaetophorus populi[114], und die somatischen Unterschiede beider Männchentypen sind da gar nicht so unbeträchtlich. Bei Chaetophorus populi beispielsweise ist das geflügelte Männchen (Fig. 688A) nicht nur durch den Besitz der beiden Flügelpaare ausgezeichnet, es erweisen sich zugleich meso- und metathorakales Segment durch die Flugmuskulatur stark aufgetrieben, Segmente, die bei den ungeflügelten Männchen an Höhe die Abdominalsegmente kaum übertreffen (Fig. 688B). Dazu charakterisiert die größere Beweglichkeit der geflügelten Männchen der Besitz dreier Punktaugen, die den ungeflügelten

Formen fehlen. Übergangsformen mit kürzeren oder längeren Flügeln verbinden beide Endtypen, der Dimorphismus ist also auch hier zunächst ein Polymorphismus, wie er dann — der Vollständigkeit halber sei es erwähnt — unter genau den gleichen Umständen auch noch bei manchen Cocciden, etwa bei Leucaspis pusilla, sich findet.

Männlicher Polymorphismus entwickelt sich stets völlig unabhängig von unmittelbarer sexueller Betätigung, alle diese divergenten Typen sind in ihren physiologischen Verrichtungen durchaus gleichartig, üben in der gleichen Form die Begattung aus. Kein vollwertiger sexueller Dimorphismus liegt da vor,

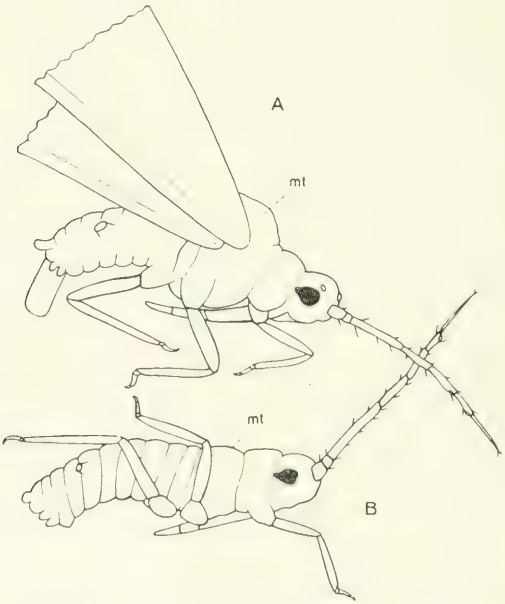


Fig 688. Die beiden Männchentypen von Chaetophorus populi: A geflügelter, B ungeflügelter Typus. (Nach Witlaczil[114].) mt Mesothorax.

wo er insofern abhängig von dieser geschlechtlichen Betätigung sich darstellt, als seine Erscheinungsformen bei stets ausgeprägter innerer Vollreife zum Teil einer Ausübung der Begattung fähig sind und zum Teil nicht. Es treten bei der Flußkrebsgattung Cambarus[115] zwei Männchen auf, ein erstes, welches in der Ausgestaltung der Begattungsorgane und in der Form der Scheren einen mehr jugendlichen Typus vertritt, daneben ein zweites, welches alles dies in höchster Ausbildung trägt. Beide sind hinsichtlich der Entwicklung der Spermarien Vollmännchen, aber nur die zweite Form vermag die Begattung regelrecht aus-

zuführen. Beide gehen durch eine Häutung auseinander hervor und zwar — wie es scheint — in sich wiederholendem alljährlichen Wechsel, bis in späterem Alter schließlich die höhere Stufe zur konstanten bleibenden Eigenschaft wird. Ähnliches hat man bei Amphipoden beobachtet[116], wo bei Orchestia littorea ein höherer Männchentypus sich durch die Herausbildung besonderer zum Festhalten der Weibchen dienender Greiffüße von einem niederen Typus unterscheidet, und wo daher wiederum nur der erste Typus die Begattung wirklich vollziehen kann, der zweite aber nicht, obwohl seine Spermarien bereits voll ausgebildete Spermatozoen enthalten. Auch hier führt eine Häutung den einen Typus in den anderen über. Bei einem zweiten Amphipoden, bei Bathyporeia, ist es die schwächere oder stärkere Längenentwicklung des zweiten Antennenpaares, seine geringere oder reichere Ausstattung mit Sinnesorganen, was die beiden Männchenklassen voneinander scheidet.

Und wieder anders ist das Verhältnis der dimorphen Männchen bei einer Garneele[117], wo zwei gesondert beschriebene Arten der Gattung Saron in der Beziehung zueinander stehen, daß die Spezies gibberosus die normalen zweigeschlechtlichen Formen umfaßt, während die Spezies marmoratus nur aus ganz alten Männchen jener ersten Art besteht, sich von deren jüngeren Männchen durch die enorme Entwicklung der Kieferfüße und der Scheren unterscheidend. Diese andersgestaltigen alten Männchen stellen aber dann hier keinen höchsten männlichen Volltypus dar, im Gegenteil, sie repräsentieren eine senile Stufe schwindender Geschlechtskraft. Als gleichwertig dürfen demnach auch hier die beiden Komponenten des sexuellen Dimorphismus nicht angesehen werden.

Allgemein gültige, fast selbstverständliche Regel ist es, daß sexuelle Vollreife zusammenfällt mit höchster somatischer Differenzierung der Gesamtorganisation. Aber auch diese Regel ist nicht ohne Ausnahmen. Zunächst kann als wirklicher Ausnahmefall hie und da unter sonst normalen Geschlechtspersonen plötzlich ein Individuum auftreten, welches trotz äußeren Gepräges einer jugendlichen Altersstufe vorzeitig die Kennzeichen geschlechtlicher Vollreife aufweist. Am zahlreichsten und genauesten sind solche Fälle bekannt vom Menschen[118]. Männliche Frühreife äußert sich derart, daß bei Knaben von drei bis sechs Jahren eine sehr beträchtliche Volumenvergrößerung des Genitales, von Penis wie Hoden, einsetzt, daß diese Teile in Erektionen wie Spermaejakulationen ihre physiologische Vollreife dokumentieren, daß weiter in dem Hervorsprossen der Scham- und Achselhaare, der Barthaare, in dem Wachstum des Kehlkopfes und in der Mutierung der Stimme Charaktere des erwachsenen Mannes vorzeitig hervortreten, das alles nicht selten verbunden mit stärkerem Körperwachstum und starker Entwicklung der Muskulatur (Fig. 689). Dagegen hält sich die psychische und intellektuelle Entwicklung zumeist auf einer dem wirklichen Alter entsprechenden Stufe. Weibliche Frühreife offenbart sich am augenfälligsten in dem Einsetzen der Menstruation sowie dem Hervorknospen und

Schwellen der Brüste, weiter in einer Vergrößerung von Vagina und Vulva, in der Ausprägung fettreicher Schamlippen, in dem Auftreten der Scham- und Achselbehaarung, in der Erweiterung des Beckens, in Fettansatz an Schenkeln und Gesäß. Diese Erscheinungen können schon auf überaus jugendlicher Altersstufe hervortreten. Bei dem Mädchen beispielsweise, das in Figur 690 dargestellt

Fig. 689. Frühreifer sechseinhalbjähriger Knabe. (Nach Leudesdorf[118].)

Fig. 690. Frühreifes sechseinvierteljähriges Mädchen. (Nach Lenz[115].)

ist, begannen die Brüste bereits im Alter von drei Monaten anzuschwellen, zeigten sich im Alter von vier Monaten bereits die ersten Spuren der Menstruation und hatte diese Menstruation vom sechsten Lebensmonat an bereits ihren regelmäßigen achtundzwanzigtägigen Turnus aufgenommen. Mit anderthalb Jahren

wuchsen die Scham- und Achselhaare hervor, zeigten sich die abgerundeten Körperformen der weiblichen Geschlechtsreife. Der psychische Eindruck bleibt dagegen auch hier im weiblichen Geschlecht der einer kindlichen Entwicklungsstufe. Fälle männlicher Frühreife sind bis jetzt gegen fünfzig beschrieben worden, weiblicher Frühreife über hundert. Zuweilen scheinen der Frühreife ganz akute krankhafte Zustände des Körpers als primäre, auf innersekretorischem Wege wirksam werdende Ursachen zugrunde zu liegen, man hat Frühreife feststellen können als eine Folgeerscheinung von Tumoren der Nebennierenrinde, von Erkrankungen der Epiphyse, von Erkrankungen der Genitaldrüsen selbst, doch sind in der Mehrzahl der Fälle derartige ätiologische Momente nicht nachweisbar gewesen, und hat sich dann in späterem Alter das Mißverhältnis zwischen Geschlechtsentwicklung und Altersstufe auf völlig normalem Wege ausgeglichen. Da handelte es sich eben dann um eine selbständige angeborene Tendenz vorzeitiger Entfaltung der Geschlechtssphäre.

Natürlich sind diese Erscheinungen nicht auf den Menschen beschränkt, gelegentliche Frühreife kann in den verschiedensten sonstigen Tiergruppen auftreten. Man hat Larvenformen eines Krebstieres, des Cyclops languidus, angetroffen, die bereits die Kennzeichen der vollzogenen Begattung in einem spermaerfüllten Samenbehälter aufwiesen oder gar schon Eierballen mit sich herumtrugen[119], man hat jugendliche, nur wenige Millimeter große und von den embryonalen Wimperreifen noch umschlossene Pteropodenlarven in voller Geschlechtsreife beobachtet[120], man hat Annelidenlarven mit vollentwickelten Eiern und Spermatozoen gefunden[121], man hat bei Gordius villoti winzig kleine, aber bereits geschlechtsreife Männchen und Weibchen feststellen können[122]. Sogar aus dem Stamm der Protozoen ist ein hierher gehöriger Fall von einem Gametocyten beschrieben worden, bei einem Sauginfusor, bei Acineta papillifera, konjugierte ein normales festsitzendes Individuum mit einer freischwärmenden bewimperten Embryonalknospe[123].

Der Ausnahmezustand kann zur Regel werden. Die Männchen eines parasitischen Isopoden, des Portunion maenadis, weisen zumeist schon als Larve, auf dem sog. Cryptonisciumstadium, wohlentwickelte Spermarien auf[124], bestimmte Einzelindividuen von Pyrosomenstöcken pflegen lange vor der Vollendung ihres Wachstums reife Eier zu enthalten[125]. Noch allgemeiner wird diese Regel bei vielen Milben[126]. Häufig lassen da die Weibchen schon auf dem Nymphenstadium an sich die Begattung vollziehen, so bei den Sarcoptiden, bei Pediculopsis graminum; erreichen da zuweilen sogar die sechsbeinigen Larven schon die volle Geschlechtsreife, lassen als solche sich begatten (bei Chorioptes auricularum, bei Schizocarpus mingaudi), ja produzieren bei einem Pflanzenschmarotzer, bei dem Phytoptipalpus paradoxus, die sechsbeinigen Larven sogar bereits das einzige Ei (Fig. 691) und sterben danach ab. Und hier tritt dann auch das männliche vollreife Geschlecht nur als sechsbeinige Larve auf, entwickelt sich niemals über diesen Jugendzustand hinaus. Es wäre also die larvale Frühreife zu einem völlig konstanten Merkmal geworden. Das Gleiche gilt für die Zwergmännchen gewisser parasitischer Cirripedien, für die Männchen

der zu den Ascothoraciden gehörigen Gattung Dendrogaster, dem Entoparasiten eines Seesterns, wo das an sich stark zurückgebildete, in der Mantelhöhle der Weibchen lebende geschlechtsreife Männchen noch fast alle Merkmale der Cyprislarve aufweist[127]. Auch die Rhizocephalen könnten hier noch genannt werden, allerdings mit einer gewissen Einschränkung[128]. Man findet da bei Sacculina, nachdem sie das charakteristische, an der Unterseite des Abdomens einer Krabbe fixierte Externa-Stadium erreicht hat (Fig. 692A), rings um die kegelförmig vorspringende Mantelöffnung unterhalb einer besonderen, die Externa überziehenden Chitinhaut angeklammert bis zu einem Dutzend und noch mehr typische Cyprislarven (Fig. 692B). Dieselben sind nichts anderes als die Restmännchen (vergl. S. 67ff.) dieser zwittrig gewordenen Krebstiere, sie bieten hier äußerlich das Bild frühreifer Larven wie bei anderen verwandten Formen das Bild einer somatischen Degeneration (vergl. S. 666f.).

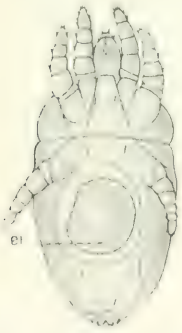


Fig. 691. Weibliche vollreife Larve von Phytoptipalpus paradoxus, mit reifem Ei (ei) im Inneren. (Nach Trégardh[55].)

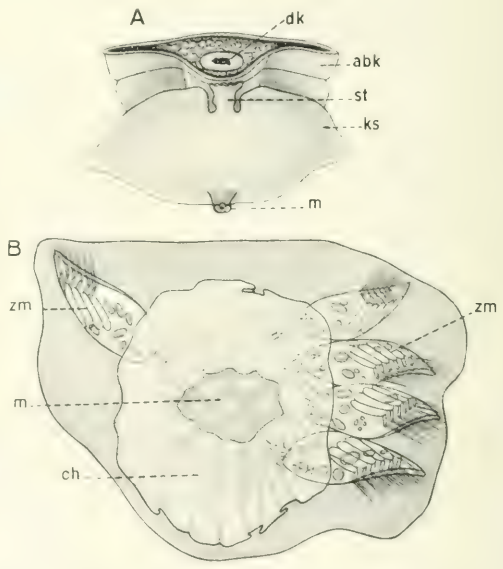


Fig. 692. Zwitterform und Zwergmännchen von Sacculina carcini: A geschlechtsreife Sacculina externa, B äußere Mantelöffnung einer solchen Externa mit ansitzenden Zwergmännchen. (Nach Delage[128].) abk Abdomen der befallenen Krabbe, ch äußere Chitinhaut der Sacculina, dk Darmrohr der Krabbe im Querschnitt, ks Körper der Sacculina externa, m ihre Mantelöffnung, st ihr Haftstiel, zm larvale Zwergmännchen.

Aber freilich richtige Männchen sind diese larvalen Geschöpfe eigentlich gar nicht mehr, sie haben von ihrer Sexualität, wie es scheint, nicht mehr bewahrt als den Sexualinstinkt, der zu dem zwittrigen, also wenigstens zur Hälfte weiblichen Genossen hintreibt. Mit Sicherheit sind nämlich bei ihnen Spermatozoen bisher nicht nachgewiesen worden, dazu beginnen sie sehr bald abzusterben und zu zerfallen. Eine wirkliche Funktion würde ihnen also gar nicht mehr

zukommen, sie wären ein völlig degeneriertes Geschlecht, das bei gewissen verwandten Formen tatsächlich ganz geschwunden zu sein scheint.

Eine vollwertige auf Jugendstadien fixierte Sexualität begegnet uns aber dann nochmals bei der sog. Pädogenese, wo zur frühreifen Fortpflanzung nur noch als besondere Eigentümlichkeit hinzukommt, daß diese Fortpflanzung stets auf parthenogenetischem Wege erfolgt. In ihren charakteristischen Erscheinungen bieten sie uns vor allem gewisse Fliegenlarven, solche, die man in den Preßrückständen von Runkelrüben beobachtet hat, sowie die Larven der Gallmücke Miastor metroloas[129]. Wir haben eigentlich alles Wesentliche aus der Lebensgeschichte dieser Tiere schon bei einer früheren Gelegenheit (S. 643) kennen gelernt, es genügt nochmals hervorzuheben, daß die Ovarien schon auf jungen Larvenstadien mit ihrer Tätigkeit einsetzen, reife Eier in die Leibeshöhle abgeben und damit deren Entwicklung, natürlich ohne vorausgehende Befruchtung, einleiten. Es ist wohl der drastischste Fall larvaler Frühreife, der hier zum Ausdruck kommt, er findet sich in ähnlich eindringlicher Form als Pädogenese eigentlich nur noch ein einziges Mal wieder im Tierreich, bei marinen Cladoceren[130]. Die parthenogenetisch sich vermehrenden Evadne- und Podon-Weibchen tragen in ihrem Brutraum Embryonen mit sich herum, die ihrerseits im eigenen Brutraum gleichfalls schon abgefurchte Eier enthalten, so daß hier mehrere Generationen förmlich ineinander geschachtelt erscheinen.

Die Pädogenese der Larven von Miastor metroloas stellt aber nun im gesamten sexuellen Lebenszyklus dieser Fliege nur dessen eine Hälfte dar, die zweite wird ausgefüllt durch die Tätigkeit einer normalen zweigeschlechtlichen Generation vollausgebildeter Gallmücken. Es tritt im Frühjahr eine letzte Larvengeneration auf, welche die seit Spätsommer des vorhergehenden Jahres sich in steter Aufeinanderfolge ablösenden pädogenetischen Generationen mehr oder weniger vollständig abschließt, sich von ihnen sofort durch die in ihrem Inneren enthaltenen Organanlagen der späteren Fliege unterscheidet, eine regelrechte Verpuppung durchmacht und schließlich Anfang Juni die beiden Geschlechter von Miaster metroloas liefert, die ihrerseits dann keinerlei sexuelle Anomalien aufweisen. Es finden sich also im Gesamtzyklus des Lebens dieser Fliege zwei verschiedene Geschlechtstypen, ein frühreifer und ein normaler. Und das leitet uns über zu dem eigenartigen Fall, wo diese zwei Zustände geschlechtlicher Fortpflanzung nicht auf verschiedene Generationen derselben Tierart sich verteilen, sondern wo sie verschiedenen Alterszuständen desselben Individuums angehören. Man hat eine solche Erscheinung als Dissogonie bezeichnet, sie findet sich in ihrer ausgeprägtesten Form bei den Ctenophoren oder Rippenquallen, im besonderen bei den Gattungen Eucharis und Bolina[131]. Die Jugendformen von Bolina hydatina sind winzig kleine Geschöpfe von einem halben bis zwei Millimeter Größe, ihr etwa birnförmiger Körper trägt acht kurze, von vier bis fünf Schwimmplättchen besetzte Rippen sowie in der Trichterebene zwei lange, mit Fiederchen besetzte Senkfäden (Fig. 693 A). Diese offenbaren Larvenformen entwickeln in vieren ihrer Meridionalgefäße voll ausgebildete Gonaden und zwar, da ja alle Ctenophoren Zwitter sind, nebeneinander Ovarien

und Spermarien. Aus ihren befruchteten Eiern gehen von neuem die gleichen Larvenformen hervor. Nach einiger Zeit setzt dann an diesen nämlichen Geschlechtsindividuen eine Metamorphose ein, es wachsen die Rippen unter starker Vermehrung der Schwimmplättchen in die Länge, es bilden sich die Fangfäden

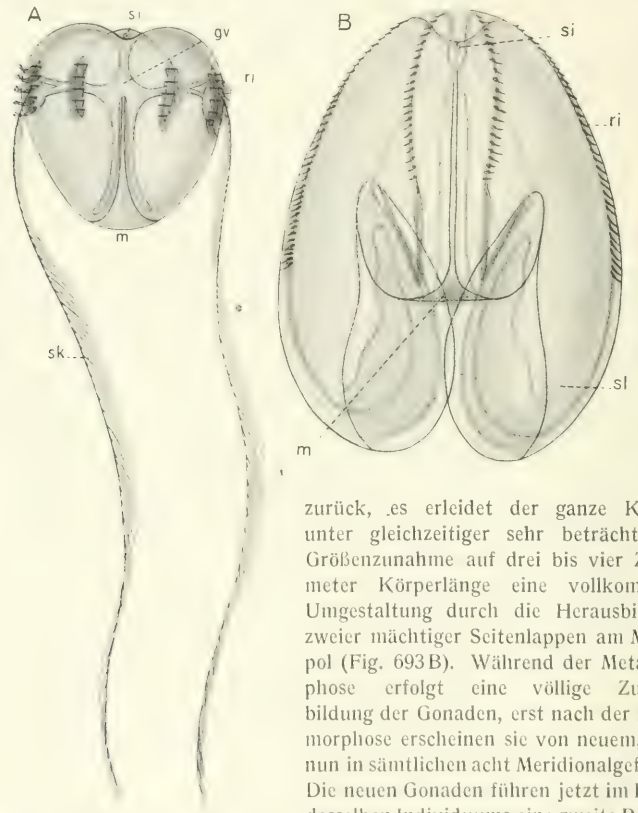


Fig. 693. Die beiden Geschlechtsformen von Bolina hydatina: A die geschlechtsreife Jugendform, B die voll ausgewachsene Sexualform. (Nach Chun[131].) gv Gastrovaskularsystem, m Mundöffnung, ri Rippen, si Sinnesorgan, sk Senkfäden, sl Seitenlappen.

zurück, es erleidet der ganze Körper unter gleichzeitiger sehr beträchtlicher Größenzunahme auf drei bis vier Zentimeter Körperlänge eine vollkommene Umgestaltung durch die Herausbildung zweier mächtiger Seitenlappen am Mundpol (Fig. 693 B). Während der Metamorphose erfolgt eine völlige Zurückbildung der Gonaden, erst nach der Metamorphose erscheinen sie von neuem, aber nun in sämtlichen acht Meridionalgefäßen. Die neuen Gonaden führen jetzt im Leben desselben Individuums eine zweite Periode geschlechtlicher Betätigung herauf, welche gar keine Beziehung zu jener ersten frühreifer Jugendstadien besitzt, von ihr durch die asexuelle sterile Periode der Metamorphose getrennt ist.

Erscheinungen, die man mit der Dissogonie der Ctenophoren vergleichen könnte, sind bisher nur noch bei einer einzigen weiteren Tierform beobachtet

worden, bei einem polychäten Anneliden, bei Nereis dumerilii[132], in deren kompliziertem Lebensgang der Fall eintreten zu können scheint, daß das gleiche Individuum einmal auf einem jugendlichen nereiden Stadium geschlechtsreif wird, dann sich in eine heteronereide Form umwandelt und als solche zum zweiten Male Geschlechtsreife erlangt. Womit dann die Tatsachen einer Dissogonie im Sinne des Ctenophorentypus von neuem gegeben wären.

Allen Erscheinungen der Frühreife ist gemeinsam, daß eine Geschlechtsreife eintritt, ehe das Wachstum beendet ist und ehe die Charaktere des erwachsenen Individuums zur vollen Ausprägung gekommen sind. Man pflegt sie in ihrer Gesamtheit als Progenese zusammenzufassen[133], und dieser Progenese gegenüber läßt sich nun mit ziemlicher Klarheit eine zweite Gruppe verwandter Erscheinungen abgrenzen, die man seit langem als Neotenie kennt[134]. Neotenie liegt dann vor, wenn ein Organismus zwar seine volle Körpergröße, seine volle somatische Ausbildung erlangt, er aber daneben noch jugendliche oder larvale Charaktere beibehält, wenn mit anderen Worten sich in ihm die Zustände des Erwachsenen mit solchen infantilen Charakters kombinieren. Es braucht ein solches neotenisches Geschöpf dann durchaus nicht stets auch schon Geschlechtsreife zu zeigen, diese ist beispielsweise noch nie bisher beobachtet worden bei den gar nicht so selten auftretenden neotenischen Formen unserer Frösche und Kröten, die sich äußerlich als riesenhafte Kaulquappen präsentieren[135]. Nur bei experimentell sehr lang hinausgeschobener endgültiger Metamorphose ist es gelungen, ein neotenisches über vier Jahre altes weibliches Individuum von Alytes obstetricans zur vollen sexuellen Reife zu bringen[136]. Im übrigen aber tritt als Regel bei voll ausgeprägter Neotenie geschlechtliche Vollreife als Charakter der fertigen Organisationsstufe hinzu, und das sind die Fälle, die uns hier interessieren. Man kennt solche Fälle als gelegentliche Vorkommnisse bei den Wassersalamandern der Gattung Triton[137]. Wenn da die normale Metamorphose durch ungünstige Verhältnisse, wie sie etwa in steilwandigen tiefen Wasserbehältern oder durch frühzeitig einsetzende Winter der Alpengebiete geboten werden, verzögert oder ganz verhindert wird, dann können sich Individuen zeigen, welche äußerlich bei völlig normaler Körpergröße und Körpergestalt noch die Kiemenbüschel und Flossensäume der Larven sowie zahlreiche sonstige Larvenmerkmale im Bau des Skeletts, der Haut, der Bezahnung aufweisen, dessen ungeachtet aber keinerlei Hemmung in der vollen Entwicklung ihrer Sexualität erfahren haben. Solche neotenische Weibchen legen beispielsweise vollkommen normal befruchtete und entwicklungsfähige Eier ab. Die Larvencharaktere bilden nur noch ein aufgezwungenes äußeres Kleid von nebensächlicher Bedeutung, sowie eine derartige neotenische Form in normale Verhältnisse, also etwa in flache Wasserbecken gebracht wird, wirft sie sofort alle jene larvalen Merkmale ab und wird zu einem Vollsalamander.

Bei einer einzigen Salamanderart ist der geschlechtsreife neotenische Zustand zur fast allgemeinen Regel geworden, beim Axolotl, dem Amblystoma mexicanum Mexikos[138]. Während die meisten Amblystomen sich völlig normal verhalten und stets eine regelrechte Metamorphose durchlaufen, treten sie in

einigen Seen, welche im Süden und Südosten der Hauptstadt Mexiko gelegen sind, im Chalco- und Xochimilco-See, konstant nur als neotenische Formen (Fig. 694A) auf, welche gegenüber dem verwandelten Salamander (Fig. 694B) noch aufweisen die äußeren Kiemen, Rückenkamm und Ruderschwanz der Larven, dazu andere larvale Merkmale in der geringeren Ausbildung der Augenlider und der Schwimmhäute, in der Stellung der Gaumenzähne, welche aber trotz dieses larvalen Habitus ebenso konstant die volle Geschlechtsreife erreichen und als vollwertige Geschlechtstiere sich betätigen. Nie treten sie in den genannten Seebecken jemals in die Metamorphose ein, es bedurfte der Schaffung unnatürlicher Zustände in der Gefangenschaft, der Haltung dieser neotenischen Tiere in ganz flachen Wasserbecken, der direkten Nötigung zur Luftatmung also, um

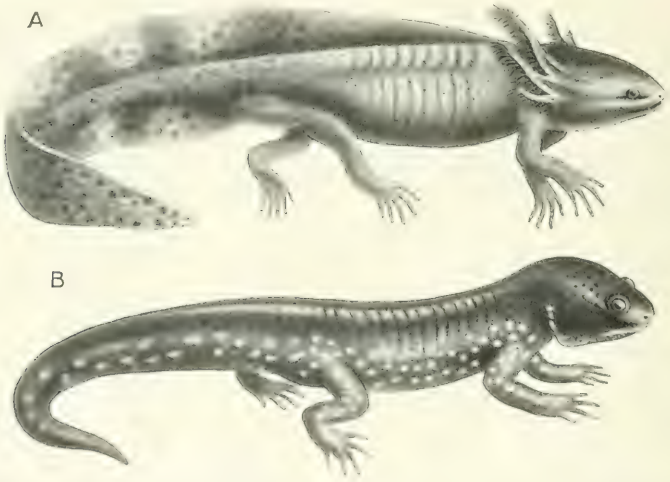


Fig. 694. Die beiden Geschlechtstypen des Amblystoma mexicanum: A als neotenisches Axolotl, B als Vollsalamander. (Nach Duméril[138].)

die Verwandlung in den Vollsalamander zu erzielen. Ob das Axolotl eine besondere Art der erwähnten Seen repräsentiert, eben das Amblystoma mexicanum, im neotenischen Zustand Siredon pisciformis benannt, oder aber nur eine Lokalform des sehr viel weiter, von New York bis Mexiko verbreiteten Amblystoma tigrinum, scheint mit voller Sicherheit noch nicht entschieden. Auf alle Fälle sind neotenische Individuen des Amblystoma tigrinum neben den zugehörigen Vollsalamandern im ganzen Verbreitungsgebiet beobachtet worden, das besondere wäre dann nur, daß in den beiden mexikanischen Seen ausschließlich diese neotenischen Formen auftreten und nur gewaltsam zur Metamorphose gebracht werden können. Über die wirksamen Ursachen der ganzen sonderbaren Erschei-

nung wissen wir nichts, die fraglichen Seen weisen die üppigsten Existenzbedingungen für ein Salamanderleben auf.

Die ausgeprägte Neigung der Wassersalamander zur Herausbildung neotenischer Geschlechtsformen hat artbildende Kraft gezeigt. Man pflegte früher innerhalb der urodelen Amphibien eine besondere Gruppe als Fischlurche abzugrenzen und bezog in diese ein die Kiemenlurchen oder Perennibranchiaten (Proteus, Necturus, Siren, Pseudobranchus, Typhlomolge) sowie die Derotremen (Megalobatrachus, Cryptobranchus, Amphiuma). Man sah in ihnen primitive Typen, welche in vielen Merkmalen, vor allem in dem Kiemenapparat, den Fischen näher stehen sollten als die übrigen Salamander. Wir wissen jetzt[139], daß sie alle insgesamt nichts anderes sind als Salamander mit fixierter Neotenie, Salamander, welche bei voller Geschlechtsreife die Fähigkeit zur Metamorphose verloren haben und daher in vielem noch den Salamanderlarven gleichen, nicht aber irgendwelchen primitiveren Fischtypen. Die Unfähigkeit zur Vollendung der Metamorphose weist verschieden hohe Grade auf. Am weitesten in der Durchführung der Metamorphose bringen es Megalobatrachus und Cryptobranchus, die keine äußeren Kiemenöffnungen mehr behalten. Amphiuma bereits weist jederseits wenigstens noch ein Kiemenloch auf und die Perennibranchiaten endlich besitzen zeitlebens neben typischen Kiemenspalten auch noch die büschelförmigen äußeren Kiemen, wie sie die Salamanderlarven tragen. Auch ihre Herkunft ist eine ganz verschiedene. Megalobatrachus und Cryptobranchus sind beispielsweise hervorgegangen aus Amblystomatiden, Typhlomolge aus Plethodontiden, so daß von einer Einheit der Gruppe der Fischlurchen so wenig wie von ihrer primitiven Stellung die Rede sein kann. Sie muß als systematische Einheit völlig aufgelöst werden*).

Neotenie ist im übrigen außerhalb der Wirbeltierklasse der Amphibien keine allzuhäufig anzutreffende Erscheinung. Die Lachsforelle (Salmo trutta) wandert wie der Lachs (Salmo salar) zur Laichzeit aus dem Meere in die Flüsse hinauf, doch sind bei ihr diese Wanderungen weniger regelmäßig und manche Exemplare verbringen ihr ganzes Leben im Süßwasser, erwerben aber dann nicht den vollen „Lachs"charakter, sondern werden mit den Merkmalen einer jugendlicheren Altersstufe geschlechtsreif[141]. Vereinzelt ist Neotenie bei einem Pantopoden festgestellt worden, ein erwachsenes, mit Eierballen beladenes Männchen von Ammothea borealis wies am ersten Beinpaar noch Scheren, also typische larvale Kennzeichen auf[142]. Allgemeinere formbildende Bedeutung gewinnt aber Neotenie eigentlich nur noch bei den Termiten, hier dann freilich in einer Form, die kaum von der Progenese zu unterscheiden ist[143]. Wenn da

*) Die Fischlurchen sind nicht die einzigen, welche derartige Wege phylogenetischer Entwicklung zurückgelegt haben. Als ein zweites Beispiel dieser Art seien noch angeführt die Appendikularien, jene geschwänzten Tunikaten primitiver Organisation, welche wohl zweifellos gleichfalls nicht als ein an der Wurzel der ganzen Klasse stehender Ausgangstypus, sondern als eine geschlechtsreif gewordene neotenische Formengruppe angesehen werden müssen. Und mancherlei sonstige Erscheinungen phyletischer Zusammenhänge mögen vielleicht gleichfalls in diesem Sinne deutbar sein[144].

die normalen Vollgeschlechtstiere, also König und Königin, verloren gehen, so können an ihrer Stelle vom Termitenstocke Ersatzgeschlechtstiere herangezogen werden. Als deren Ausgangsformen dienen im Stocke lebende ältere Larven und Nymphen, sie erhalten reine Speichelnahrung und lassen als Folgeerscheinung dieser Ernährung bald alle Kennzeichen der sexuellen Vollreife in der Entwicklung des Genitalapparates erkennen. Aber nur darin, nicht auch in der Umgestaltung ihres Äußeren, das bei dem Aussetzen weiterer Häutungen im wesentlichen auf der Stufe stehen bleibt, welche sie vor dem Wechsel ihrer Lebensverhältnisse einnahmen. Das bedeutet, sie behalten larvale Charaktere bei, wie sie sich vor allem ausprägen in der schwächeren Chitinisierung und der helleren Färbung

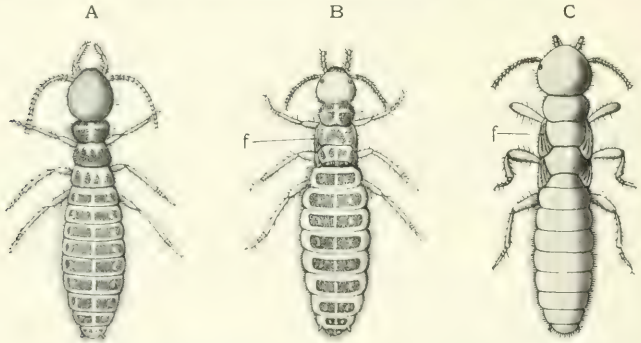


Fig. 695. Weibliche Ersatzgeschlechtstiere von Termes lucifugus, verschiedenen neotenischen Grades. (Nach Grassi e Sandias[143].) f rudimentäre Flügelanlagen.

des Körpers, in dem Fehlen oder der geringeren Ausbildung der Augen, in der Flügellosigkeit. Diese larvalen Merkmale treten an dem Ersatzgeschlechtstier um so stärker hervor, je jünger es bei seiner Wahl war, und so lassen sich neben solchen Ersatzformen, die jeglicher Spur der Flügel entbehren (Fig. 695A), andere mit eben angedeuteten (Fig. 695B) und wieder andere mit ganz deutlichen Flügelscheiden (Fig. 695C) feststellen. In den Kolonien des südeuropäischen Termes lucifugus werden regelmäßig die echten Königstiere späterhin von solchen Ersatzgeschlechtstieren abgelöst, es scheint das mit einer starken Hinfälligkeit des Königspaares zusammenzuhängen. Und eine südamerikanische Termitenart, Architermes neotenicus, besitzt überhaupt niemals echte Königinnen, ihre Stelle nehmen stets zahlreiche weibliche Ersatzgeschlechtstiere neotenischen Charakters ein.

23. Kapitel

Übertragung spezifischer Geschlechtsmerkmale von Geschlecht zu Geschlecht

Korrelation zwischen Geschlechtsmerkmal und Geschlechtsdrüse. Störungen derselben durch anormale und durch normale Entwicklungsvorgänge. Übertragung eines Sexualcharakters von Geschlecht zu Geschlecht. Die notwendigen Vorbedingungen eines solchen Vorganges. Beweise für das Vorhandensein des Eigenschaftskomplexes beider Geschlechter in jedem tierischen Individuum, abgeleitet aus den Vererbungserscheinungen und aus der metagamen Geschlechtsbestimmung. Präponderanz der Geschlechter. Männliche Präponderanz sich ausprägend in höherer Variabilität, höherer Durchbildung des Körpers. Weibliche Präponderanz sich äußernd in einer Übernahme männlicher Sexualcharaktere und männlichen Benehmens bei Vögeln und bei Fischen, sich zeigend in der höheren Empfänglichkeit für mimetische und Schutzanpassungen. — Die Übertragung männlicher Sexualwaffen auf Weibchen, bei Hühnervögeln in den Sporen, bei Huftieren in den Gehörn- und Geweihbildungen, bei Schweinen in den Hauerzähnen. Übertragung hochentwickelter männlicher Sinnesorgane auf Weibchen bei Insekten. Übertragung mimetischer Anpassungsformen vom Weibchen auf das Männchen bei Schmetterlingen. Übertragung ornamentaler Sexualcharaktere vom Männchen auf das Weibchen bei Vögeln, Säugetieren, Eidechsen, Schmetterlingen; von Duftorganen bei Säugetieren, Tritonen, Schmetterlingen; von Lautorganen bei Grillen und Heuschrecken, bei Vögeln. Übernahme des weiblichen Geschlechtshabitus durch die Männchen des Boreus hiemalis, gewisser Bostrychiden, gewisser Ameisen. Widersinnige Herausbildung männlicher Klammerapparate am weiblichen Körper von Salamandern und Eidechsen. Übertragung des Mammarapparates der weiblichen Säugetiere auf die Männchen, Gynaekomastie. Clitorisbildungen weiblicher Sauropsiden und Säugetiere, ihre Homologien mit dem männlichen Begattungsglied dieser Wirbeltiere, iher Deutung als übertragene Organe. Weitere Übertragungen im Bereiche der Genitalsphäre der Wirbeltiere, von Scrotalbildungen auf weibliche Tiere, von Uterusbildungen auf männliche Tiere (Uterus masculinus, Vagina masculina). Die Haltlosigkeit der herrschenden Auffassung von einer ursprünglichen Zwitternatur der Wirbeltiere. Vergleichbare Vorgänge bei prosobranchiaten Schnecken und bei Flußkrebsen.

Jegliches Geschlechtsmerkmal hat bestimmte Beziehungen zu der geschlechtlichen Eigenart seines Trägers, ist in seinem Auftreten gebunden an die Gegenwart einer bestimmten Geschlechtsdrüse, leitet seine besonderen Aufgaben ab aus den Anforderungen, welche, im weitesten Umfang gedacht, sich für ein Geschlechtsindividuum aus seiner Erzeugertätigkeit zur sinngemäßen Verwendung seiner Geschlechtsprodukte, der Ei- oder Samenzellen, ergeben. Das trifft auch noch zu, wenn zwittrige Organismen Träger typischer somatischer Geschlechtsmerkmale sind, auch da dient das betreffende Merkmal jeweils nur

den Interessen der einen der beiden Sexualsphären des Zwitters, der männlichen oder der weiblichen. Diese strikte Verknüpfung kann verwischt, kann gar aufgehoben werden. Anormale Entwicklungsvorgänge können mehr oder weniger tief eingreifende Störungen in dem harmonischen Gefüge der Sexualcharaktere eines Geschlechtsindividuums hervorrufen, sie schaffen nur Ausnahmefälle und haben uns hier nicht näher zu beschäftigen. Eine ähnliche Wirkung vermag normales Entwicklungsgeschehen auszuüben, aber eine solche, die aus ursprünglichen Störungen zu dauernden und konstanten Zuständen führt, womit derartige Entwicklungsvorgänge zu einem letzten formgebenden Faktorenkomplex für ein Geschlechtsindividuum werden. Der natürliche Vorgang als solcher besteht darin, daß ein Merkmal, das zunächst durchaus Eigentum des einen Geschlechts war, zugleich Eigentum des anderen, entgegengesetzten Geschlechts zu werden beginnt und schließlich in dessen Vollbesitz übergeht. Ausgangspunkt ist stets der erworbene gefestigte Besitz des einen Geschlechts, das dann diesen seinen ureigensten Besitz dem Organismus des entgegengesetzten Geschlechtsgenossen aufdrängt und schließlich an ihm durchsetzt. Es findet Übertragung eines Sexualcharakters von Geschlecht zu Geschlecht statt.

Die Möglichkeit eines solchen Übertragungsvorganges läßt sich zunächst begründen aus den Tatsachen der Vererbung. Jedes tierische Individuum, das aus einer befruchteten Eizelle hervorgeht, enthält in der ihm von den Eltern überkommenen Erbsubstanz den Eigenschaftskomplex des männlichen Vaters und der weiblichen Mutter, beider Eigentümlichkeiten werden also im allgemeinen in einer Mischung an dem Nachkommen zur erneuten Ausprägung gelangen müssen. Das gilt zum wenigsten ganz offensichtlich für die beiden Geschlechtern gemeinsamen Eigenschaften, das darf aber offenbar nicht gelten hinsichtlich der spezifischen, also divergenten geschlechtlichen Merkmale, von denen je nach dem Geschlecht des neuen Individuums eben nur die Eigentümlichkeiten der einen Elternform hervortreten dürfen und solches auch tatsächlich tun. Nun bedeutet das aber keineswegs, daß die geschlechtlichen Besonderheiten der anderen Elternform nicht auch vorhanden wären, sie sind ja zweifellos durch deren Zeugungssubstanz in den neuen Organismus übergegangen und können aus demselben nicht herausgeschafft werden, es müssen also wohl ihre Anlagen zum wenigsten in einem versteckten Zustand in ihm noch enthalten sein. Und so ist es in der Tat. Diese Eigenschaften führen ein latentes Dasein*), und es bedarf der Kombination besonderer Elternformen, um sie aus ihrem latenten Dasein heraus in erkennbare Wirklichkeit treten zu sehen. Solche Kombinationen liefern die Kreuzungen verschiedener Arten, und zwar solcher Arten, die wesentlich verschieden sind in dem Charakter des einen Geschlechts. Ein Beispiel wird das sofort klar machen. Zwei Arten der Spannergattung Biston[1], pomonarius und

*) Es bedeutet dieses latente Nebeneinanderbestehen der Merkmale beider Geschlechter natürlich keineswegs den gleichen Zustand, den wir im vierten und fünften Kapitel ausführlich als Zwitterzustand erörterten und im Verlaufe der späteren Darlegungen dieses Kapitels nochmals berühren müssen. Dort handelte es sich stets um den fixierten Zustand realer Manifestation, niemals um Zustände potentieller Entwicklungsmöglichkeiten.

hirtarius, lassen ihre spezifischen Unterschiede vor allem im weiblichen Geschlecht hervortreten, und zwar darin, daß die Weibchen von hirtarius voll ausgebildete Flügel besitzen, die Weibchen von pomonarius dagegen an deren Stelle nur noch ganz kurze stummelförmige Anhänge. Beider Männchen sind durchaus normalflügelig. Wenn man nun ein Männchen von hirtarius mit einem Weibchen von pomonarius sich paaren läßt, so geht daraus eine Nachkommenschaft hervor, deren Weibchen in Größe und Gestalt ihrer schmalen lanzettförmigen Flügel eine Mittelstellung zwischen den langen Flügeln des hirtarius-Vaters und den Stummelflügeln der pomonarius-Mutter einnehmen (Fig. 696 A). So sollte man wenigstens zunächst die Deutung der Tatsachen auszudrücken geneigt sein. Wenn man aber nun die reziproke Kreuzung ausführt und ein vollflügeliges Männchen von pomonarius mit einem ebenfalls vollflügeligen Weibchen von hirtarius kreuzt, so ist die weibliche Bastardform der beiden keineswegs wiederum langgeflügelt, sondern zeigt die gleichen lanzettförmigen schmalen Flügel, wie sie die erstgenannte Bastardform trägt (Fig. 696 B). Hier sind also nicht zwei Erbfaktoren der Langflügeligkeit miteinander kombiniert, sondern wieder ein langflügeliger und ein stummelflügeliger Faktor, und letzterer kann bei dieser zweiten Kombination nur herrühren aus der Erbsubstanz des pomonarius-Männchens als dessen latenter weiblicher Eigenschaftskomplex, der nun seine lebendige Gegenwart aufs drastischste dokumentiert. Ganz das Gleiche läßt sich übrigens auch hinsichtlich der männlichen Bastarde beider Kreuzungen dartun. Sie sind in beiden Fällen langgeflügelt, müßten aber ganz offenbar im ersten Kreuzungsversuch die gleichen lanzettförmigen Flügel aufweisen wie die Bastardweibchen, wenn wirklich die offen zutage tretenden Merkmale der beiden Elternformen sich kombinierten; es zeigen sich dagegen auch hier die latenten Eigenschaften des entgegengesetzten Geschlechts, wie sie als männlicher Merkmalskomplex im pomonarius-Weibchen ruhen.

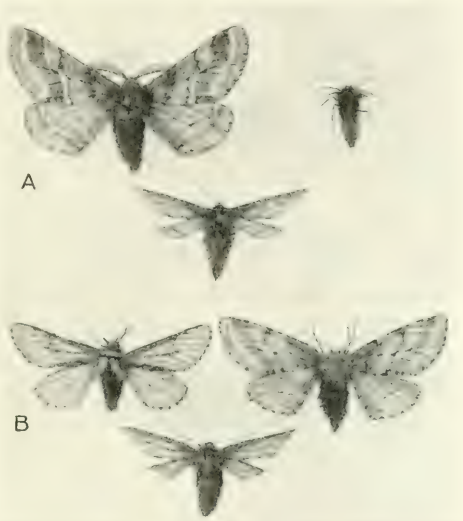


Fig. 696. Kreuzungsversuche zwischen zwei Bistonarten: A Biston hirtarius-Männchen (links) mit Biston pomonarius-Weibchen (rechts) ergibt den darunter befindlichen weiblichen Bastard; B Biston pomonarius-Männchen (links) mit Biston hirtarius-Weibchen (rechts) ergibt den darunter befindlichen weiblichen Bastard. (Aus eigenen Züchtungen.)

Solcher Beispiele kennen wir mehr, in besonders klarer Form treten sie nochmals hervor bei Kreuzungen von Fasanvögeln[2]. Kreuzt man einen Hahn von Swinhoes Fasan (Gennaeus swinhoei) mit einer Henne des Silberfasans (Gennaeus nycthemerus), so zeigen die Bastardhähne der nächstfolgenden Generation in Größe, Gefieder, Stimme und Charakter durchaus die Eigentümlichkeiten des männlichen Silberfasans, die ihnen nur durch die Silberfasanhenne übermittelt worden sein können. In einem anderen Züchtungsversuch ergab sich aus der Kreuzung eines Hahnes von Phasianus versicolor mit einer Henne von Phasianus formosanus in der ersten Tochtergeneration eine Henne vom typischen Aussehen eines versicolor-Weibchens. Diese Henne wurde gepaart mit einem reinen versicolor-Hahn und erzeugte männliche Nachkommen mit den Merkmalen eines formosanus-Hahnes, obwohl in der ganzen Zuchtfolge ein solcher Hahn gar nicht zur Verwendung gekommen war. Es sind also hier allein die Weibchen die Träger dieser männlichen Merkmale gewesen, sie müssen sie in latenter Form neben ihren spezifischen weiblichen Merkmalen in ihrer Erbsubstanz enthalten haben. Und es darf vielleicht hinzugefügt werden, daß die experimentelle Vererbungslehre überhaupt ganz allgemein genötigt ist, zur Erklärung der von ihr gewonnenen Tatsachen eine doppelgeschlechtliche Konstitution der Erbsubstanzen anzunehmen[3].

Daß die Erbsubstanz jeglichen Geschlechtsindividuums sich wirklich aus der Gesamtheit der männlichen und weiblichen Merkmalskomplexe zusammensetzt, das findet weiterhin seine Bestätigung durch die Fälle einer metagamen Geschlechtsbestimmung. Die endgültige Festlegung des definitiven Geschlechts vollzieht sich hier erst auf späteren Entwicklungsstadien, und es sind die besonderen Verhältnisse der äußeren Umgebung, welche die Entscheidung im einen oder anderen Sinne ausfallen lassen. Natürlich können die äußeren Faktoren den jeweiligen Komplex der Geschlechtsmerkmale nicht von sich aus neu schaffen, sie können ihn nur aus seinem latenten Ruhezustand zur realen Erscheinungsform erwecken. Und wenn das an jeglichem Individuum nach dem Sinne beider Geschlechter geschehen kann, so muß jedes Individuum auch die Anlagenkomplexe beider Geschlechter enthalten. Ganz klar ergibt sich das aus dem merkwürdigen Vorgang der Geschlechtsbestimmung, wie er bei einem marinen Ringelwurm aus der Gruppe der Echiuriden, bei Bonellia viridis, sich abspielt[4]. Beide Geschlechter, deren überaus hochgradigen Dimorphismus wir im vorigen Kapitel (S. 675, Fig. 673) bereits kennen gelernt haben, gehen hervor aus der gleichen geschlechtlich indifferenten Schwärmlarve. Die entscheidende Beeinflussung im Sinne der Weiterentwicklung zum einen oder zum anderen Geschlecht hängt für diese Larve davon ab, ob sie Gelegenheit findet, sich an dem Rüssel eines alten Weibchens festzusetzen oder nicht. Bietet sich erstere Gelegenheit, so wird die junge Larve unfehlbar zu einem Männchen, wahrscheinlich unter der Einwirkung gelöster Stoffe, die aus dem Rüsselepithel des alten Weibchens abgeschieden und von der Larvenepidermis aufgenommen werden. Unterbleibt dieses Schmarotzertum, so wandelt sich die gleiche Larve in ein weibliches Tier um. Und wenn nun allein diese äußeren Lebensumstände einer späteren Ent-

wicklungsperiode entscheidend für die geschlechtliche Differenzierung der Larven sind, so müssen diese Larven zweifellos die gesamten Anlagekomplexe beider Geschlechter in sich tragen, von denen dann freilich nur der eine je nach den Umständen in die äußere Erscheinung tritt. Ja, es ist sogar möglich, schließlich auch beide Anlagekomplexe hervorzurufen. Wenn man nämlich eine Bonellialarve kurze Zeit an dem Rüssel eines Weibchens schmarotzen läßt, sie dann aber von demselben wegnimmt und isoliert hält, so entstehen Zwitter. Ihre Schmarotzerperiode erweckte die männlichen Eigenschaften, die spätere Isolierung ließ dieselben aber nicht zur vollen Ausbildung gelangen, ermöglichte dafür den weiblichen Anlagen ihre Entfaltung.

Als sicher bewiesenen Fall einer metagamen Geschlechtsbestimmung will ich noch einen zweiten anführen, das Beispiel eines marinen Copepoden, der Monstrilla Danae[5]. Deren Larven dringen in das Innere eines Ringelwurms, des Serpuliden Salmacyna, ein und vollenden in dessen Blutgefäßsystem ihre Entwicklung. Sie können dabei stets zu Männchen werden, und zwar nur zu Männchen, wenn sie in der Mehrzahl gleichzeitig in demselben Wirtstier sich zusammenfinden, zu Männchen oder Weibchen, wenn eine Larve einziger Bewohner einer Salmacyna bleibt. Die Entwicklung zum Weibchen ist also durchaus an die völlige Abgeschlossenheit einer Larve von ihresgleichen gebunden. Auch hier hängt somit die Entscheidung über das Hervortreten des einen oder des anderen Sexualkomplexes ab von äußeren Zuständen der Ernährung und des Raumes im Verlaufe späterer Entwicklungsstadien.

Die Möglichkeit der Herausbildung eines konträren Sexualcharakters wird also für ein Geschlechtsindividuum aus der Konstitution seiner überkommenen Erbsubstanz stets gegeben sein. Und gar nicht so selten wird diese Möglichkeit nun tatsächlich in wirkliches Geschehen umgesetzt, wohlgemerkt, um das nochmals hervorzuheben, im Rahmen normal sich vollziehender, planmäßiger Entwicklungs- und Gestaltungsvorgänge. Die äußerlich wahrnehmbaren Erscheinungen werden dann darin bestehen, daß an einem bestimmten Geschlecht ein an das entgegengesetzte Geschlecht gebundenes Merkmal sich zunächst in Andeutungen bemerkbar macht, allmählich verstärkt und schließlich in gleichwertiger Ausprägung als voller Besitz hervortritt. Der Prozeß kann sich vollziehen von Männchen auf Weibchen, von Weibchen auf Männchen. Ersteres ist der häufigere Fall und das hängt zusammen mit dem, was man als männliche Präponderanz zu bezeichnen pflegt[6]. Es bedeutet diese Präponderanz, daß der männliche Organismus, verglichen mit seinem zugehörigen Weibchentypus, empfänglicher für die Aufnahme neuer Merkmale ist, daß er leichter auf Einwirkungen der Umwelt mit somatischen Veränderungen reagiert, daß er damit naturgemäß bald ein Mehr von Eigenschaften gewinnen und besitzen muß, womit natürlich dann die Möglichkeit eines Übertragungsvorganges allein schon zahlenmäßig erhöht sein muß.

Diese geschlechtliche Präponderanz bedarf einer etwas eingehenderen Darlegung. Zunächst die männliche. Die höhere Empfänglichkeit des männlichen Körpers erklärt sich zunächst aus einer höheren Variabilität, wie sie in

einzelnen Fällen variationsstatistisch direkt nachgeprüft werden konnte. Bei Schmetterlingen erwiesen sich männliche Puppen in ihren Merkmalen im allgemeinen variabler als weibliche[7], bei Vögeln ergaben zahlreiche Messungen an Angehörigen der verschiedensten Vogelfamilien, daß die Männchen in vielen Merkmalen wie Totallänge des Körpers, Länge des Schnabels, der Flügel, des Laufbeins eine stärkere individuelle Variabilität besitzen als die Weibchen[8], bei Ratten erscheint die Variabilität der Schädelmerkmale größer im männlichen als im weiblichen Geschlecht[9]. Und diese höhere Empfänglichkeit ließ den männlichen Körper in Wechselwirkung zur Umgebung erstarken, verlieh ihm eine Durchbildung über das Maß des weiblichen Körpers hinaus. Und zwar in der Gesamtheit seines Somas, über dessen sexuelle Differenzen im einzelnen wir wohl nirgends besser orientiert sind als beim Menschen[10]. In allen Maßen und Proportionen des Körpers ist das Weib durchschnittlich kleiner als der Mann, es ist ihm unterlegen in Körpergewicht, in Ausbildungsstärke des Skeletts und der Muskulatur. Das ist wirksam auch in der inneren Organisation. Zunächst scheinbar nur in der Ausbildung des Gehirns, wo das relativ geringere durchschnittliche Hirngewicht des weiblichen Geschlechts (1220 g gegen 1360 g des Mannes bei Europäern) zu erklären ist aus den insgesamt geringeren Körperdimensionen, deren Proportionen eben auch das Gehirn folgt, wo aber dann doch auch wirkliche höhere und niedere Differenzierungsgrade in der Entwicklung hervortreten. An Hirnen von Zwillingen verschiedenen Geschlechtes konnte man feststellen, daß die Furchenbildung der Großhirnhemisphäre beim weiblichen Fötus langsamer vor sich geht als beim männlichen gleichalterigen Embryo. Eine meßbare Unterlegenheit des weiblichen Organismus prägt sich ferner zweifellos aus in dem geringeren Gehalt seines Blutes an roten Blutkörperchen. Es steht das Frauenblut dem Männerblut darin um 27% nach, was nur teilweise durch einen höheren Hämoglobingehalt der weiblichen roten Blutkörperchen ausgeglichen wird. Und diese sexuelle Differenz scheint ganz allgemein den Säugetieren zuzukommen, man hat sie in ungefähr gleichem Verhältnis auch bei Katzen und Rindern festzustellen vermocht[11]. Ebenso wie das, was hinsichtlich des durchschnittlichen Körper- und Gehirngewichts vom Menschen gesagt wurde, auch für die Ratte und für den Sperling Geltung hat[12]. Zuweilen können sogar die inneren Strukturverhältnisse von Organen beim Männchen eine höhere Komplikation aufweisen. Solches findet sich beispielsweise bei Eidechsen (Lacerta, Anguis) und Schlangen (Tropidonotus, Zamenis, Coronella, Vipera), wo die Harnkanälchen der männlichen Niere vor ihrer Mündung in die größeren Sammelröhren eine erweiterte Anschwellung aufweisen, die von einem hochzylindrischen, stark lichtbrechende Exkretkugeln enthaltenden Wandepithel ausgekleidet ist, stets aber nur in der männlichen, niemals auch in der weiblichen Niere anzutreffen ist[13]. Wenn Rückbildungserscheinungen auftreten, so bietet der männliche Körper derartigen Tendenzen einen stärkeren Widerstand. Das zeigt sich deutlich bei Riesenschlangen, wo die im allgemeinen noch vorhandenen rudimentären Hinterbeine beim Weibchen nur stumpfe hornartige Fortsätze darstellen, beim Männchen dagegen, wie besonders bei der Anakonda (Eunectes

notaeus), noch als abwärts gekrümmte förmliche Hornklauen in die äußere Erscheinung treten[14]. Ähnliches gilt von einer Eidechse, dem Flossenfuß (Pygopus lepidopus), wo die rudimentären flossenförmigen Hinterfüße beim Männchen doppelt so lang sind als beim Weibchen[15].

Was hier zunächst als Einzeltatsachen besonderer Untersuchungsgebiete dargelegt worden ist, das fügt sich vielfach in seiner Gesamtheit zusammen zu einer äußeren Erscheinung, welche das männliche Geschlecht als den größeren und stärkeren Organismus auftreten läßt. Das zeigt sich nirgends als eine so allgemeine Regel wie bei den Säugetieren. Auch beim Menschen, wo zwar bei den Kulturvölkern ein solches Verhältnis der Geschlechter verwischt werden kann, wo es aber zur striktesten Ausprägung gelangt bei primitiven Naturvölkern. Bei den Bewohnern der um Neu-Guinea gelegenen Inselgruppen erreicht keine Frau das Minimum der männlichen Größe, es blieb die größte Frau mit 151,1 Zentimetern immer noch hinter dem kleinsten Mann von 154,2 Zentimetern Körpergröße zurück, während die Körperlänge des größten Mannes 177 Zentimeter betrug[16]. Am gewaltigsten aber kommt unter den Säugetieren der Gegensatz in Größe und Stärke beider Geschlechter wohl zum Ausdruck bei den Robben, wo etwa bei Macrorhinus angustirostris das Männchen mit bis zu dreitausend Kilogramm Körpergewicht das Weibchen um das Dreifache an Maß und Umfang übertrifft, wo bei Callorhinus ursinus dem zweihundert bis zweihundertfünfzig Kilogramm schweren und zwei bis zweieinhalb Meter langen Männchen halb so große Weibchen von nur fünfzig bis sechzig Kilogramm Körpergewicht gegenüberstehen[17].

Und was die höhere Durchbildung des männlichen Körpers anlangt, nun so brauchen dazu als Belege nur die Ausführungen der vorhergehenden Kapitel, die über die Formen der geschlechtlichen Annäherung handelten, herangezogen zu werden, um sofort zu überzeugen, in wie vielem da der männliche Organismus dem weiblichen überlegen ist. Größere Beweglichkeit, leistungsfähigere Sinnesorgane, wirksamere Anlockungs- und Anziehungsmittel, stärkere Waffen sexuellen und nichtsexuellen Wirkungsbereiches, alles das findet sich zusammen im männlichen Geschlecht und führt häufig zu sehr divergenten Habitusformen der beiden Geschlechter. Dafür als bestätigender und früher Gesagtes ergänzender Nachtrag hier noch einige Sonderbeispiele. Da haben die Geschlechter eines Isopodenkrebses, der Gnathia maxillaris, eine gemeinsame, ektoparasitisch an Fischen schmarotzende Larvenform, die sog. Praniza-Larve (Fig. 697 A). Aus ihr gehen hervor die frei auf dem Meeresboden lebenden Geschlechtstiere, einmal die ähnlich gestalteten Weibchen (Fig. 697 C), deren besondere Form der Brutpflege wir früher (S. 640) schon kennen gelernt haben, weiter dann die Männchen (Fig. 697 B), die mit ihrem mächtigen Kopf, den großen Mandibeln und Kieferfüßen, den langen Extremitäten, dem wohlgegliederten Thorax ein ganz anderes, freieres Bild durchgebildeter Organisation zeigen als die plump-sackförmigen Weibchen[18]. Noch drastischer in seinen Einzelheiten ist das Beispiel der Strepsipteren[19]. Die schmarotzenden madenförmigen, ganz hilflosen und an den Ort gebannten Weibchen kennen wir schon von früher her (S. 640, Fig. 641). Ganz anders sehen da-

gegen die Männchen aus (Fig. 698). Leistungsfähige Bewegungsorgane bilden die kräftigen Beine sowie die mächtig ausgebreiteten fächerförmigen Hinter-

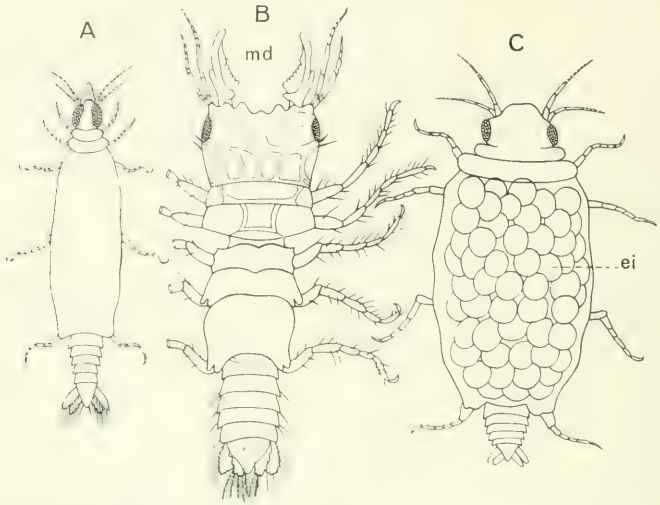


Fig. 697. Die Geschlechter von Gnathia maxillaris: A Pranizalarve, B erwachsenes Männchen, C erwachsenes Weibchen. (Nach Smith[18].) ei Eier, md Mandibeln.

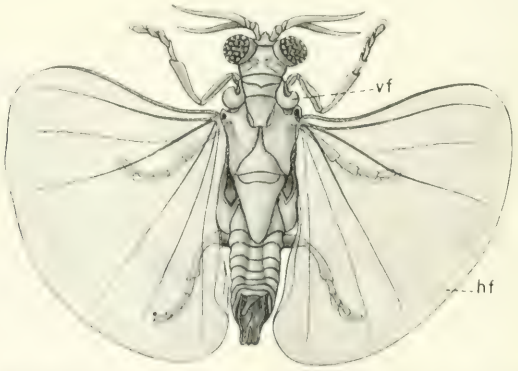


Fig. 698. Männchen eines Strepsipteren (Xenos peckii). (Nach Kirby[19].) hf Hinterflügel, vf die rudimentären Vorderflügel.

flügel, hochentwickelte Sinnesorgane trägt der Kopf in seinen gespaltenen, bei manchen Formen gekämmten, von Sinnesborsten besetzten Fühlern, in den ge-

stielten, kugelig vortretenden, aus zahlreichen großlinsigen Einzelaugen zusammengesetzten Sehorganen. Mit lautem Summen suchen die Männchen in unstätem raschen Flug ihre Weibchen auf.

Auch das weibliche Geschlecht besitzt seine Präponderanz, insofern ihm wohl Merkmale zukommen können, die in seiner Organisation ein Mehr gegenüber der männlichen bedeuten. In seinem Inneren schafft die Produktion der Eier, ihre Versorgung mit Nährsubstanzen und Hüllen vielfach einen komplizierteren Aufbau des Geschlechtsapparates als beim Männchen, es sind weiter alle die Einrichtungen, die in irgend einer Form zur Pflege der Brut dienen, zum mindesten vorzugsweise spezifisch weibliches Eigentum[20]. Aber freilich, damit wird keine Überlegenheit im Sinne freierer Betätigung gegenüber der Umwelt gewonnen, alles Mehr wirkt nicht befreiend wie beim Männchen, es wirkt belastend. Die Kapitel über die Brutpflege bringen dafür des Beweismaterials übergenug. Und was damit an dem weiblichen Körper sich offenbart, das bedeutet gewißlich keine wirkliche Präponderanz.

Und doch gibt es auch eine solche im weiblichen Geschlecht. Von ihr ließe sich vielleicht schon reden in den Fällen, wo das männliche Geschlecht eine Reduktion in Größe und Organisation erfährt (vergl. S. 660ff.), doch ist auch eine derartige Präponderanz der geschilderten männlichen nicht völlig gleichwertig, da sie ja eigentlich nicht aus eigener positiver Gestaltungskraft gewonnen wird, sie vielmehr nur im Gegensatz zu dem negativen Herabsinken des Partners als solche erscheint. Von einer weiblichen Präponderanz im vollwertigen Sinne des Begriffs läßt sich aber dann reden, wenn in bestimmten Tiergruppen die überragenden Eigenschaften, welche wir daselbst bei Männchen anzutreffen gewohnt sind, ganz unvermittelt als weibliche Eigenschaften auftreten, und zwar als ausschließlich weibliche Eigenschaften. Das verwirklicht sich, wenn bei Vögeln die Weibchen größer und stärker erscheinen als die Männchen, wie es der Fall ist beim Steinadler (Aquila chrysaëtus), in noch höherem Maße beim Sperber (Accipiter nisus), beim Habicht (Astur palumbarius) und bei der Kornweihe (Circus cyaneus); das geschieht, wenn bei Vögeln das Weibchen neben einer bedeutenderen Größe auch noch ein lebhafteres farbenprächtigeres Gefieder als das Männchen aufweist, wie es sich zeigt bei den Laufhühnern (Turnix-Arten), bei den Wasserläufern (Phalaropus-Arten), bei der Schnepfenralle (Rhynchaea); das geschieht endlich, wenn dieselben Vogelweibchen zuweilen sogar männliche Charaktereigenschaften annehmen, wie es Geltung hat für die balzenden, sich zum Kampfe herausfordernden und miteinander wirklich kämpfenden Weibchen der Laufhühner. Wogegen die spezifischste weibliche Eigenart, das Brüten, hier bei den Laufhühnern, wie auch bei den Wasserläufern und der Schnepfenralle ausschließlich den schwächeren und unscheinbarer gefärbten Männchen überlassen wird[21]. Sogar auf die innere Organisation greift die Umkehr über. Bei den Schnepfenrallen ist es das Weibchen — und zwar das Weibchen allein —, welches die merkwürdige, mit der Stimmbildung zusammenhängende Schlingenform der Trachea erworben hat, von der wir bereits früher (vergl. S. 431) ausführlich gesprochen haben. Ein lauter heiserer Ruf des Weibchens, der unter

Aufblähung der Brust hervorgestoßen wird, gibt werbend die Initiative zum Zusammenfinden der Geschlechter[22].

Einer Umkehr der Präponderanz begegnen wir bei manchen Fischen. Da ist vor allem bei den Schlangennadeln (Nerophis)[23] das erwachsene Weibchen fast doppelt so groß als das Männchen, da prangt jenes im Gegensatz zu dem unscheinbar und matt gefärbten Männchen zur Laichzeit in den prächtigsten Farben, ist übersät von leuchtend opalisierenden weißen und hellblauen Streifen, Bändern und Flecken, trägt dazu auf Rücken und Bauch kräftige mediane Hautsäume von tief sammetschwarzer Färbung. Und um die Parallele mit den Vögeln zu vervollständigen, übernimmt auch hier das Männchen völlig die Geschäfte der Brutpflege, wie wir bei einer früheren Gelegenheit (S. 549) schon erfuhren. Ein zweites Beispiel unter den Fischen liefert die Familie der Cichliden in Pelmatochromis subocellatus[24]. Da ist das Weibchen gegenüber dem Männchen wiederum durch ein leuchtenderes Farbenkleid ausgezeichnet, trägt vor allem auf seiner Rückenflosse tiefschwarze, golden umsäumte Augenflecke, die dem Männchen gänzlich fehlen, dazu erstrahlt das Weibchen in dieser Pracht am höchsten während des Laichaktes und während der Umwerbung, deren Initiative ganz und gar von ihm ausgeht. Alles in diametralem Gegensatz zu dem sonstigen Verhalten der Geschlechter bei den Fischen. Und nochmals bei einem Knochenfisch läßt sich die fortschrittlichere Ausbildungsstufe des weiblichen Geschlechts direkt an dem Verlaufe der individuellen Entwicklung verfolgen, bei Fundulus majalis[25]. Die ursprüngliche Zeichnungsform des Körpers zeigt der geschlechtlich noch völlig undifferenzierte Jungfisch in einer einfachen Querbänderung (Fig. 699, I). In der männlichen Entwicklungsreihe (Fig. 699 ♂, II, III) wird diese Querbänderung beibehalten, in der weiblichen dagegen erfährt sie zunächst eine Auflösung (Fig. 699 ♀, II) und schließlich eine gänzliche Umbildung zur Längsstreifung (Fig. 699 ♀, III). Damit ist dann ein sehr bemerkenswerter Zeichnungs-

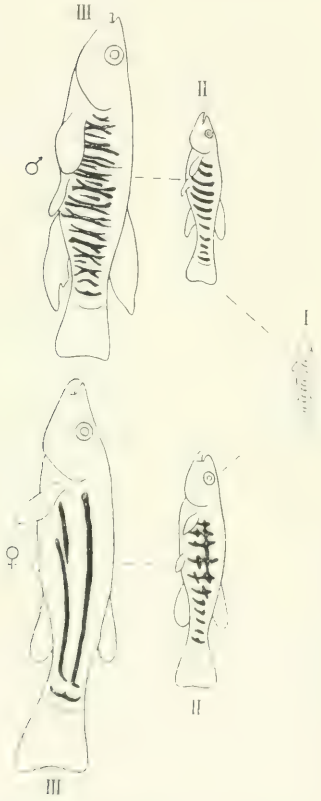


Fig. 699. Entwicklung der Farbenmuster bei Fundulus majalis im männlichen (♂) und weiblichen (♀) Geschlecht, in drei aufeinander folgenden Stadien (I—III). (Nach Newman[25].)

dimorphismus beider Geschlechter gegeben, seine Ausprägung beruht gänzlich auf der wirksameren Gestaltungskraft des weiblichen Organismus, der somit eine wahrhafte Präponderanz dokumentiert.

Vielleicht darf in dem gleichen Sinne weiblicher Präponderanz gedeutet werden das Verhalten einiger indischer Fledermäuse, der Phyllorhina fulva und des Nycticeius temminckii, deren Weibchen sich während der Trächtigkeit

Fig. 700. Männchen (A) und Weibchen (B) von Papilio mayo sowie Weibchen von Pharmacophagus rhodifer (C). (Nach Hvass[29].)

durch ein leuchtend goldgelbes oder ein lebhaft safrangelbes Pelzkleid vor ihren blaßgelben Männchen auszeichnen[26]. Auch unter den Insekten lassen sich Beispiele solcher Art finden. Durchweg farbenprächtiger erscheinen die Weibchen der solitären Bienen[27], vereinzelt sogar auch die Weibchen von Tagfaltern, der Colias hecla und edusa, der Thecla ilicis und pruni, von Epinephele und manchen anderen[28].

Wahrhafte Präponderanz kann das weibliche Geschlecht endlich da zeigen, wo sein Schutzbedürfnis stärkere Aktivität körperlicher Gestaltungskraft erfordert. Es zeigt sich solche Aktivität nirgends allgemeiner als da, wo dies Schutzbedürfnis durch mimetische Anpassungen sein Genüge zu finden sucht. Es sind besonders häufig Schmetterlinge, welche auf diesem Wege einen Schutz der eiertragenden Weibchen im Interesse der Arterhaltung erstrebten[29], und das weibliche Geschlecht hat dann in diesen Anpassungen so sehr einen Vorsprung gegenüber dem männlichen gewonnen, daß man wohl recht oft mimetische Weibchen ohne mimetische Männchen antrifft, aber so gut wie niemals das gegenteilige Verhältnis von mimetischen Männchen ohne mimetische Weibchen.

Ein Beispiel gab uns schon der afrikanische Papilio dardanus mit seinen zahlreichen mimetischen Weibchenformen (vergl. Fig. 679, S. 692), ich nenne als weiteres Beispiel den Papilio mayo von den Adamaneninseln, der als Männchen (Fig. 700A) auf seinen kaum angedeutet geschwänzten Hinterflügeln ein lebhaft blaues Querband trägt, als Weibchen (Fig. 700B) dagegen mit weiß und blutrot gefärbten, dazu in ein spatelförmiges Schwänzchen auslaufenden Hinterflügeln aufs vollständigste dem ebendort häufigen, durch seinen widrigen Geschmack vor Nachstellungen geschützten Aristolochienfalter Pharmacophagus rhodifer (Fig. 700C) gleicht. Oder aber den südamerikanischen Archonias tenthamis, der im männlichen Geschlecht (Fig. 701A) einen typischen Weißling von

Fig. 701. Männchen (A) und Weibchen (B) von Archonias tenthamis sowie Weibchen von Heliconius melpomene (C). (Nach Haase[29].)

gelblichweißer Grundfarbe und breiter schwärzlicher Randumsäumung darstellt, als Weibchen (Fig. 701B) dagegen auf schwarzem Grunde eine leuchtend rote Vorderflügelbinde trägt und so wiederum einem geschützten Falter, dem Heliconius melpomene (Fig. 701C), aufs vollendetste ähnlich wird. Und so ließen sich die Beispiele weiter leicht vermehren. Das derart durch Mimikry neu erworbene schützende Kleid muß für die Weibchen einen sehr bedeutenden biologischen Vorteil darstellen, da es sich herausbilden mußte unter gleichzeitiger [illegible] der Beeinträchtigung des Sichfindens der Geschlechter. Man hat beobachten können[30], wie die Männchen solcher mimetischer Weibchen auf ihrer Weibchensuche durch die nachgeahmten Modelle fortwährend getäuscht werden und, da

letztere, wie es bei mimetischen Verhältnissen Regel ist, die häufigeren sind, einen Irrtum und Fehlgriff nach dem anderen begehen.

Auch wenn es sich um einfachere Formen der Schutzfärbung und Schutzgestaltung handelt, neigt der weibliche Organismus nicht selten in höherem Maße zur Ausprägung ihrer Merkmale. Die Heuschrecken der Wüstengebiete Nordafrikas sind durch gelbliche bis bräunliche Körperfarbe, durch unregelmäßige Höcker- und Leistenbildung vortrefflich ihrem sandigen Untergrund angepaßt, vielfach gilt das aber ganz besonders für die weiblichen Heuschrecken, wie etwa bei dem Pamphagus marmoratus[31]. Weit besser noch ist das Beispiel gewisser Spinnen aus der Familie der Gasteracanthiden[32]. Da ist bei den Weibchen der Gattungen Gasteracantha und Acrosoma die lederartig harte Haut des

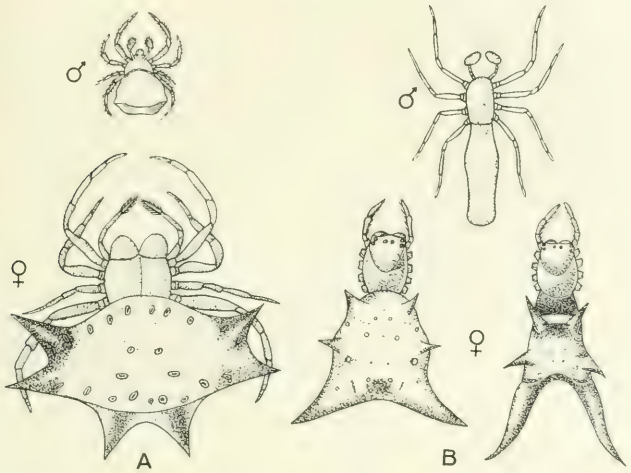


Fig. 702. Schutzgestaltung von Spinnenweibchen aus der Familie der Gasteracanthiden: A Gasteracantha rufispinosa, B Acrosoma spinea. (Nach Peckham[32].)

Hinterleibes in scharfe spitze Dornen ausgezogen (Fig. 702), welche ihre Träger völlig ungenießbar für alle Feinde der Spinnen machen. Aber noch mehr. Es halten sich diese derart geschützten Weibchen stets in der Mitte ihres an freien sonnenbeleuchteten Orten ausgespannten Netzes auf, zeigen also weithin sichtbar ihre den Genuß abwehrenden Merkmale, ja verstärken diese warnende Schaustellung zuweilen noch durch lebhafteste Farben in Schwarz, Weiß, Gelb, Blutrot, Blau und Orange. Den Männchen, die zudem stets viel kleiner sind, fehlen alle diese besonderen auszeichnenden Merkmale der Dornen und Farben vollständig, sie sind normal gestaltete Spinnenmännchen (Fig. 702 ♂), sie bedürfen aller dieser Schutzeinrichtungen nicht, da sie ja nur zeitweise zum Vollzuge der Begattung das exponierte Netz aufsuchen und da mit der Vollendung dieses Aktes

ihre Bedeutung für die Arterhaltung erschöpft ist. Wie sehr diese schützenden Dornen erst ein Besitz neueren Erwerbes für die Weibchen sind, das geht eindeutig hervor aus deren großen Variabilität bei einzelnen Arten, man vergleiche dazu nur etwa die beiden Weibchenformen von Acrosoma spinea, wie sie in Figur 702B wiedergegeben sind.

Überall wo eine Präponderanz festzustellen ist, mag sie nun das männliche oder das weibliche Geschlecht betreffen, erscheint ein Geschlecht gegenüber dem anderen als der vorgeschrittenere Typus. Es sind zu der beiden Geschlechtern gemeinsamen Artorganisation ursprünglicheren Gepräges neue Merkmale in einseitiger Geschlechtsbegrenzung hinzugetreten. Und dieser einseitige Vorsprung des einen Geschlechts, er kann nun vom anderen Geschlecht eingeholt werden durch nachträgliche Aneignung des gleichen Merkmals. Soll diese Aneignung wirklichen Bestand haben, so muß natürlich der auf dem Umweg über das andere Geschlecht übernommene Besitz irgendeinen Wert und Sinn für den neuen Besitzer erhalten. Und das bedeutet nichts anderes als daß das Merkmal, welches ursprünglich gemäß seines geschlechtsbegrenzten Auftretens durchaus den begrenzten Zwecken der sexuellen Tätigkeit nur einen Geschlechtes diente, daß dieses Merkmal nun seinen Wirkungskreis vergrößert und daß es in dieser Funktionserweiterung jetzt für die Gesamtheit der Artgenossen nutzbar wird.

Ein solcher Vorgang erscheint leicht verständlich, wenn es sich beispielsweise um die Übernahme sexueller Waffen handelt. Sexuelle Waffen dienen ursprünglich den Kämpfen der Männchen um den Besitz der Weibchen, es liegt keinerlei hemmendes Moment dafür vor, daß solche Waffen nicht von allen Artgenossen, Männchen wie Weibchen, gebraucht werden könnten, wenn es gilt sich ganz allgemein feindlichen Angriffs zu erwehren. Rein sexuelle Waffen männlichen Besitzes sind ganz zweifellos die Sporen der Hühnervögel (vergl. S. 487) und doch treten sie hier und da auch bei Hennen auf. Allerdings nur in einem eigenartig schwankenden Verhältnis, das so recht die noch bestehende Unsicherheit des neuen Erwerbs kennzeichnet. Bei den indischen Fasanvögeln Bambusicola und Galloperdix sind die Hennen der gleichen Art bald mit Sporen versehen, bald fehlen sie ihnen; bei dem afrikanischen Francolinus beschränkt sich die weibliche Sporenbildung auf gelegentlich auftretende stumpfe Knopfbildungen; bei der amerikanischen Meleagris fehlen Sporen den Hennen von M. gallopavo ganz, sind sie bei M. ocellata als kleine knopfartige Warzen entwickelt; und erst bei einigen Hühnervögeln der großen Sundainseln, bei Rhizothera und noch mehr bei Acomus treffen wir in beiden Geschlechtern gleich starke Sporen an[33]. Näher liegt das Beispiel unserer Haushühner, deren Hennen in ausgesprochenster Form die Tendenz zeigen Sporen anzulegen[34]. Es läßt sich diese Tatsache unschwer auf Hühnerhöfen feststellen, wo man immer wieder Hennen mit mehr oder weniger stark entwickelten Sporen begegnet. Die Sporen der Hennen entwickeln sich beträchtlich langsamer als die der Hähne. Während bei diesen die Sporenlänge schon nach zwei Jahren vierzig Millimeter erreichen kann, brauchen die Sporen der Hennen drei bis fünf Jahre, um eine Länge von zwanzig bis dreißig Millimetern zu erlangen. Zu welch stattlichen Gebilden aber

auch die weiblichen Sporen schließlich heranwachsen können, das zeigt die untenstehende Figur einer Henne, welche wohl der Minorkarasse nahesteht. Italienerrassen neigen gleichfalls zu starker Sporenbildung. Besonders hervorgehoben muß dabei werden, daß dieses neue, hier offenbar mitten im Übertragungsprozeß begriffene Merkmal männlicher Herkunft keineswegs irgendwie sonst die weiblichen Eigenschaften seines neuen Besitzers berührt, diese sporentragenden Hennen haben sich als ebenso treffliche Eierlegerinnen bewährt wie ihre sporen-

Fig. 703. Sporentragendes Haushuhn. (Aus eigenen Züchtungen.)

losen Geschlechtsgenossinnen. Ist ein solcher Übertragungsvorgang dann einmal völlig abgeschlossen, so ist schwer zu entscheiden, ob er überhaupt stattgefunden hat, ob nicht vielleicht eher beide Geschlechter gleichzeitig diese Waffe als Verteidigungsorgane erworben haben. Es besteht eine solche Unklarheit durchaus hinsichtlich der Flügelsporen der Vögel (vergl. S. 488).

Noch lehrreicher erweisen sich die Gehörn- und Geweihbildungen der Säugetiere. Als sexuelle Waffen sind sie in ihrem Auftreten ganz eindeutig

gekennzeichnet bei den Hirschen, wo Geweihbildungen typischste Merkmale der männlichen Tiere sind und im Brunstkampf eine große Rolle spielen. Den Weibchen fehlen sie normalerweise, zeigen sich an ihnen aber doch gelegentlich wenigstens in Andeutungen[35]. So ist beispielsweise bei den Ricken des Rehwildes ein rudimentäres Gehörn gar nicht so selten anzutreffen, bald nur als leichte Erhebung der Stirnbeinflächen, bald als deutlich vorspringende Knopfbildungen und schließlich gar in Form wirklicher Stangen. Und das alles bei einer im übrigen durchaus voll gewahrten weiblichen Sexualtätigkeit. Bei Weibchen von Cervus columbianus und virginianus sind gleichfalls gelegentlich vom Haarpelz überzogene Spießgeweihe beobachtet worden und bei weiblichen Muntjacs (Cervulus) sitzen gar konstant an der Stelle der Geweihe kleine, mit Borstenbüscheln besetzte Vorsprünge. Bei einer einzigen Hirschart allein haben derartige Erwerbsanfänge zu wirklichem Erfolge geführt, beim Rentier, Rangifer tarandus. Wohl ist da in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts eine Wildrasse von Rentieren aus den Wäldern des kasanischen Gouvernements beschrieben worden, deren Weibchen noch der Geweihe entbehren sollten, bei allen übrigen Rassen sind sie ein konstantes weibliches Merkmal geworden, wenn auch Schwankungen auftreten. Bei manchen Rassen bleiben die weiblichen Geweihe sehr stark in ihrer Ausbildungshöhe hinter den männlichen zurück, bei anderen erreichen sie deren volle Größe und Stärke.

Sehr viel wirksamer durchgesetzt hat sich dieser Übertragungsprozeß dann bei den Antilopen[36]. Wohl gibt es da noch zahlreiche Gattungen, in denen ausschließlich das männliche Geschlecht hörnertragend auftritt, so bei Tetraceros, Oreotragus, Neotragus, Cobus, Cervicapra, Pelea, Aepyceros, Saiga, Boselaphus, Tragelaphus, Strepsiceros und bei vielen anderen. Da haben wir eine zweite Gruppe, in welcher die Weibchen zwar schon Hörner entwickeln, dieselben aber kleiner, schmächtiger und dünner, weniger stark geringelt zeigen als die männlichen Tiere, so bei Bubalis, Antidorcas (Fig. 704), Hippotragus, Addax. Als Einleitung dieses Zustandes der zweiten Gruppe kann man etwa betrachten das Verhalten von Antilope cervicapra, wo den Weibchen in der Regel die Hörner fehlen, solche aber doch zuweilen zur Ausbildung gelangen. Und in einer dritten Gruppe endlich sind die Hörner beider Geschlechter in Stärke und Ausbildungsgrad kaum voneinander verschieden, so bei Damaliscus, Connochaetes, Cephalophus, Oryx. Ja, diese ganze Entwicklungsreihe läßt sich an einer einzigen Antilopengattung vorführen, an der Gattung Gazella. Da fehlen die Hörner den Weibchen ganz bei den meisten asiatischen Formen wie Gaz. picticaudata und gutturosa, da treten solche als ganz kleine, schwächliche und leicht gekrümmte Gebilde auf bei der arabischen Gaz. marica oder bei der ostafrikanischen Gaz. thomsoni, da erreichen endlich die Hörner der Weibchen etwa die Hälfte bis Dreiviertel der männlichen Hörnerlänge bei den meisten übrigen arabischen und afrikanischen Arten, wie Gaz. dorcas, arabica, speeki und so fort.

Bei den Endtypen der Wiederkäuer, bei Rindern, Schafen und Ziegen[37], da ist dann schließlich der Übertragungsprozeß bis zum völligen Ausgleich gediehen, zum wenigsten sind die Wildformen der genannten Wiederkäuer ziemlich

gleichmäßig in beiden Geschlechtern mit Hörnern ausgestattet. Treten Differenzen auf, so sind sie verhältnismäßig unbedeutend, erstrecken sich auf die Größe oder wohl auch auf die Form, letzteres etwa dann, wenn den Hörnern der weiblichen Steinböcke die besonderen Knotenbildungen fehlen, welche das Gehörn der Böcke auszeichnen. Hornlose Weibchen scheinen einmal in der weiter zurückliegenden Vergangenheit dieser Wiederkäuer existiert zu haben, zum wenigsten sind hornlose Rinderschädel weiblichen Gepräges von Bibos etruscus aus Pliocänschichten Italiens beschrieben worden, hornlose Weibchen scheinen sich dann weiter unter dem Einfluß der Domestikation von neuem herausgebildet zu haben. Zahme weibliche Schafe und Ziegen entbehren in der Regel der Hörner und in Nordeuropa treten gar völlig hornlose Rinderrassen auf, deren Deutung als

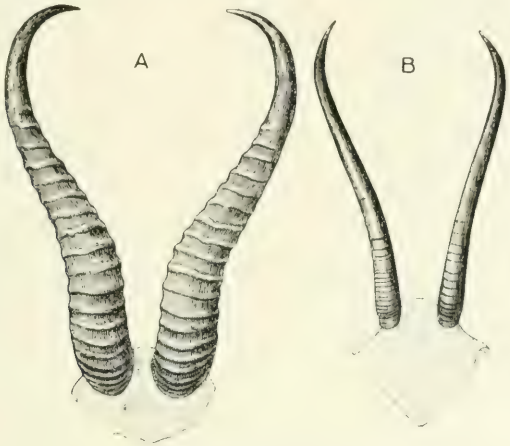


Fig. 704. Gehörn des männlichen (A) und weiblichen (B) Springbockes (Antidorcas euchore). (Nach Sclater and Thomas[36].)

primitive Ausgangstypen wohl schwerlich zu recht besteht. Daß aber auch bei allen diesen Wiederkäuern einmal männliche Präponderanz hinsichtlich der Ausbildung des Gehörns vorausging, das zeigen dessen auch jetzt noch erkennbare stärkere Bildungstendenzen im männlichen Geschlecht. Und dafür darf angeführt werden, daß bei den eben genannten hornlosen Rindern nicht selten bei Stieren kleine Erhabenheiten der Stirnbeine und locker in der Haut sitzende Hornknöpfchen den Besitz von Hörnern wenigstens andeuten, daß ferner dann, wenn es bei Schafen zur Herausbildung mehrerer Hörnerpaare kommt (vergl. S. 498), solche zum wenigsten in den meisten dieser Rassen nur bei den Böcken auftreten.

Auch bei den Giraffen ist der Übertragungsprozeß im wesentlichen abgeschlossen (vergl. S. 490), indessen kennen wir fossile Verwandte dieser Säugetierfamilie, in Samotherium boissieri und Palaeotragus rouenii, bei denen allein

von den Männchen Hörner getragen wurden oder solche bei Weibchen höchstens hier und da in Spuren auftraten[38].

Starke sexuelle Waffen liefert den männlichen Säugetieren fernerhin das Gebiß durch exzessive Entwicklung der Eckzähne. Auch diese Waffen sind zunächst ausschließliches Eigentum der Männchen (vergl. S. 485), können aber dann wiederum auf das weibliche Geschlecht sich übertragen. Nirgends zeigt sich das deutlicher als bei den Schweinen[39]. Die Eckzähne des Ebers von Sus scrofa sind ständig wachsende langkronige, nach außen gekehrte Hauer, bei den Weibchen besitzen die gleichen Zähne bei viel schwächerer Ausbildung noch regelrechte Wurzeln. Unter den Potamochoerus-Arten findet sich das gleiche Verhältnis noch bei einer pliocänen Art, dem Potamochoerus provincialis, gilt aber schon nicht mehr für die rezenten Potamochoerusformen, wo zwar bei weiblichen Tieren zuweilen noch eine schwächere Zahnbewaffnung nachzuweisen ist, in der Regel letztere aber die gleiche starke Hauerbildung zeigt, wie sie bei den Ebern hervortritt. Damit wäre dann der Übertragungsvorgang schon vollendet, er hat das nämliche Endziel bereits erreicht bei dem Sus barbatus der Insel Borneo, er tritt in seiner vollendetsten Ausprägung uns entgegen bei den afrikanischen Warzenschweinen der Gattung Phacochoerus. Hauerartige obere Eckzähne von gewaltigen Dimensionen kommen da beiden Geschlechtern in gleicher Ausbildungshöhe zu, sie sind beiden Geschlechtern in gleicher Weise dienlich, insofern sie hier vor allem bei der Nahrungssuche Verwendung finden. Mit ihnen fördern die Schweine, Furchen in den Boden reißend, ihre Hauptnahrung, Pflanzenknollen und Wurzeln, zutage. Ein solch eindringlicher, den allgemeinsten Lebensbedürfnissen dienender Funktionswechsel mußte natürlich den Übertragungsprozeß weitgehend fördern; aber auch er bedurfte seiner Zeit,

Fig. 705. Männlicher (A) und weiblicher (B) Maxillartaster von Atractocerus africanus. (Nach Germer[40].) a Tasteraufsatz, I—III die drei Tarsalglieder.

wir kennen eine fossile Schweinegattung, das miocäne Listriodon, bei welchem eine ganz entsprechende Hauerbewehrung nur das männliche Tier trug. Ein ähnlicher Funktionswechsel, wie er eben von Phacochoerus angegeben wurde, und eine damit verbundene Übertragung vom männlichen auf das weibliche Geschlecht mag übrigens vielleicht auch die Veranlassung dafür gewesen sein, daß die oberen Eckzähne der Walrosse in beiden Geschlechtern als gleich mächtige Stoßzähne aus dem Maule hervorragen[17]. Sie sind auch hier in weit geringerem Maße Waffen, viel eher Hilfsorgane beim Durchwühlen des Meeresbodens nach Nahrung, beim Emporklettern an Eisschollen und Felsen. Sie sind beim Weibchen wohl in der Regel dünner und schmächtiger, dafür aber zuweilen länger als beim Männchen.

Leicht verständlich ist es des ferneren, wenn Sinnesorgane, die sich am Männchen bei seinen Bemühungen um das Finden der Weibchen vervollkommneten, in ihren Vervollkommnungen schließlich auch beim Weibchen hervortreten. Daß für alle Artgenossen solche Verbesserungen gleich bedeutsam und gleich wünschenswert sind, wenn es sich um ihre allgemeineren Beziehungen und Betätigungen zur Umwelt handelt, ist ja ohne weiteres einleuchtend. Wir haben in einem früheren Kapitel (Kap. 13, S. 367) die eigenartigen Umbildungen kennen gelernt, welche in der Käferfamilie der Lymexyloniden die männlichen Maxillartaster zu sehr vollkommenen Riechorganen machen, in einem einzigen Fall trifft das auch für die Weibchen zu, bei der Gattung Atractocerus[40]. Es trägt da das Männchen auf dem dritten Glied des Maxillartasters einen mächtigen, mit gefiederten Seitenzweigen besetzten Aufsatz (Fig. 705 A), es wiederholt sich diese Bildung beim Weibchen, wenn auch in abgeschwächter Form (Fig. 705 B). Wir haben in dem gleichen dreizehnten Kapitel die Doppelaugen besprochen, welche den Männchen so zahlreicher Fliegen das Auffinden der Weibchen erleichtern, wir finden solche Augen in beiden Geschlechtern entwickelt bei den Empiden, kleinen behenden Raubfliegen, denen diese Doppelaugen natürlich in beiden Geschlechtern beim Einfangen ihrer aus kleinen Insekten bestehenden Beute vortreffliche Dienste tun[41]. Wir finden das gleiche bei einer zweiten Familie von Raubfliegen, bei den Blepharoceriden[42]. Bei der nordamerikanischen Blepharocera capitata sind die Doppelaugen ganz wie da, wo sie sexuellen Zwecken dienen, für das Bewegungssehen eingerichtet, sie erleichtern das Haschen der fliegenden Beute, anderer kleiner Fliegen, denen beide Geschlechter nachstellen, um sie mit Hilfe ihrer stechenden Mandibeln auszusaugen. Interessanterweise besitzt eben diese Art aber noch eine zweite Weibchenform, die der stechenden Mandibeln entbehrt und sich von Blütennektar nährt, sie zeigt normale kleine Facettenaugen und stellt uns so wohl den ursprünglichen, von männlichen Bildungseinflüssen noch unberührten Weibchentypus dar.

Wenn Schutzformen und Schutzfarben zunächst von einem Geschlecht allein erworben werden, so ist es gleichfalls sehr verständlich, wenn auch das andere Geschlecht die gleichen aus dieser Anpassung sich ergebenden Vorteile zu gewinnen sucht. Eine Locustidengattung des tropischen Westafrikas, die Gattung Corycus[43], zeichnet sich im männlichen Geschlecht durch stark auf-

getriebene, verbreiterte und verkürzte Vorderflügel aus, die den Hinterleib wie eine Kapsel einschließen (Fig. 706 A) und dem ganzen Organismus eine nicht geringe Ähnlichkeit mit den Fruchthüllen von Blasenfrüchten verleihen, zwischen solchen also ihren Träger durch die täuschende Ähnlichkeit den Späheraugen der Feinde entziehen. Das Weibchen ist erst auf dem Wege, diese Schutzgestalt zu erwerben, seine Vorderflügel zeigen das, was beim Männchen bereits vollendet ist, nur in Andeutungen (Fig. 706 B); die in solchen Fällen hervortretende Präponderanz des weiblichen Geschlechts ist also hier nicht vorhanden. Die Weibchen vieler tropischer Tagfalter neigen, wie wir bei verschiedenen Gelegenheiten schon erfuhren, zur Mimikry, und das vielfach, ohne daß die Männchen sich auch nur im geringsten an diesem Anpassungsprozeß irgendwie beteiligen. Immerhin treten in großen Formenkreisen ganz allgemein neben mimetischen Weibchen auch mimetische Männchen auf und das kann zweifellos darin seine Ursache haben, daß beide Geschlechter gleichzeitig die mimetische Färbung erworben haben. Das muß sicher dann angenommen werden, wenn Männchen und Weibchen einer mimetischen Form verschiedene immune Falter sich als Modell erwählt haben, wenn also etwa bei der indischen Melynias malelas das Männchen die Stictoploea harrisi, das Weibchen die Trepsichrois mulciber nachahmt, oder wenn bei dem gleichfalls indischen Papilio castor für das Männchen Papilio chaon, für das Weibchen die Crastia core das nachgeahmte Modell ist[44].

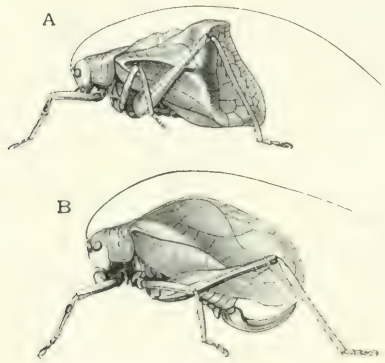


Fig. 706. A Männchen von Corycus abruptus, B Weibchen von Corycus jurinei. (Nach Kraiss[43].)

Es kann die mimetische Farbenanpassung der Männchen aber ebenso sicher auch auf dem Umwege über den weiblichen Geschlechtsgenossen vor sich gehen. Schönstes Beispiel dieser Art ist wohl die brasilianische Perrhybris pyrrha[45]. Als Weibchen (Fig. 707 B) typisch mimetisch, insofern vom schwarzen Untergrund der Flügel sich in der Außenhälfte lebhaft safran- oder schwefelgelbe, in der Innenhälfte rotbraune Flecken und Bänder abheben und damit vollendet übereinstimmende Färbung mit einem immunen Danaiden, der Lycorea ceres (Fig. 707 C) erzielt wird. Das Männchen (Fig. 707 A) noch ein typischer weiß und schwarz gezeichneter Weißling, der aber auf der Unterseite der Hinterflügel die eben beginnende mimetische Anpassung in einer Zunahme des Schwarz und in der Einschaltung einer rotbraunen Mittelbinde schon deutlich hervortreten läßt. Ähnliches kennt man von der Gattung Mylothris[46], die als Weibchen vollendete Mimikry zu Heliconinen aufweist, als Männchen typische Weißlings-

färbung, wiederum verbunden mit Anfangsstufen übernommener mimetischer Anpassung auf der Flügelunterseite.

Auffallender Schmuck der Männchen hat zunächst ganz allgemein die Bedeutung eines Geschlechtserkennungsmerkmales. Er wird zum Arterkennungsmerkmal, wenn er in seinem weithin sichtbaren Gepränge auch in den Besitz der Weibchen übergeht. Beispiele dieser Art liefern uns nicht wenige Vögel. Glänzend leuchtende Farben sind eine ausgesprochene Eigentümlichkeit zahlreicher männlicher Fasanvögel, ebenso wie unscheinbare Schutzfarben ein wesentliches Kennzeichen ihrer Weibchen sind. Dieser Regel gemäß sind auch die Männ-

Fig. 707. Mimetische Anpassung der Perrhybris pyrrha: A das Männchen (links Oberseite, rechts Unterseite), B das Weibchen, C das immune Modell, das Weibchen von Lycorea ceres. (Nach Haase[29].)

chen der Spiegelpfauen (Polyplectron) durch metallisch glänzende Augenflecken auf Oberrücken, Flügeln und Schwanz ausgezeichnet, aber die Regel ist hier nicht rein gewahrt, es tragen den gleichen Schmuck auch die Weibchen, und zwar in gradueller Abstufung bei den verschiedenen Arten. Das Weibchen von Polyplectron schleiermacheri zeigt Augenflecke nur auf den Schwanzfedern, beim weiblichen Polyplectron chinquis treten dazu schwarze, zuweilen violett bis purpurn glänzende Flecken auf Oberrücken und Flügeldeckfedern, bei den Weibchen von Polyplectron germaini sind auch diese zu glänzenden Augenflecken geworden[33]. In ähnlicher Weise hat das Weibchen von Meleagris ocellata viel von

dem glänzenden Gefieder, im besonderen wiederum die Augenflecke der Schwanzfedern, von seinem Männchen übernommen. Gleiches können wir von Kolibris feststellen, wo die metallisch leuchtenden Schmuckfarben der Männchen gar nicht so selten auf die Weibchen übergegangen sind, bei Agyrtia, Colibri, Panterpe[47]. Und man könnte sich wohl vorstellen, daß die glänzenden Farben, die wir bei so vielen Vogelfamilien, bei Eisvögeln, Bienenfressern, Tukanen, Prachtdrosseln (Pittiden), in beiden Geschlechtern in gleich prächtiger Ausbildung antreffen, daß diese Farben wohl einem ähnlichen Entwicklungsgang über die Zwischenstufe männlicher Sexualfarben hinweg ihre Ausprägung verdanken[48]. Und was für den Farbenschmuck gilt, das hat auch Geltung für den Formenschmuck. Die langen zerschlissenen Schwanzschmuckfedern des Ohrfasans (Crossoptilum) sind in beiden Geschlechtern vorhanden, die charakteristische Federhaube der männlichen Haubenwachteln (Lophortyx) ist bei den Weibchen bald schwächer (californicus), bald stärker (gambeli) nachgebildet, die Kämme und Kehllappen des Hahnes von Gallus gallus, die bei den Hennen des wilden Bankivahuhnes viel kleiner sind oder ganz fehlen[33], haben sich bei den Haushennen zu ansehnlicher Größe entwickelt, die verlängerten Schmuckfedern der Kolibris treten bei manchen Gattungen (Lesbia, Aglaeactis, Eriocnemis) in beiden Geschlechtern auf[47]. Auch hier wären dann ursprüngliche Geschlechtsmerkmale zu Artmerkmalen geworden, und dieser Bildungsgang mag wiederum häufig auch da einmal bestanden haben, wo er jetzt nicht mehr erkennbar ist, wo beide Geschlechter den Schmuck in völlig gleich hohem Ausbildungsgrad tragen. Der Beispiele dafür gäbe es übergenug (Balearica pavonina, Gypagus papa, Guttera cristata, Upupa epops, Dissemurus paradiseus und so fort).

Andere Wirbeltiergruppen lassen ähnliche Feststellungen zu. In einem Falle die Säugetiere. Ein Beuteltier, der Phalanger maculatus, zeigt als Männchen zumeist ein bunt weiß und fuchsrot gefleckte Fell, während das Weibchen gewöhnlich einfach grau gefärbt ist. Aber dann machen sich vereinzelt auch bei letzterem dunkelrote Flecken bemerkbar und bei einer Lokalvarietät — auf der Insel Waigeu — erscheinen gar die Weibchen ebenso buntgefleckt wie die Männchen[49]. Weitere Beispiele bieten die Reptilien. Die blaue Kehle, das charakteristische Merkmal vieler Eidechsenmännchen (Lacerta viridis, laevis), tritt gelegentlich auch bei deren Weibchen auf, die leuchtend grünen Flanken der Männchen von Lacerta agilis, sie finden sich hier und da auch bei den Weibchen[50]. Oder, um aus der gleichen Wirbeltierklasse auch ein Beispiel der Übertragung äußerer Formbildungen anzuführen, die Schnauzenfortsätze, die für so viele Männchen der Chamaeleons einen so auffallenden Kopfschmuck abgeben (vergl. S. 447), sie erscheinen bei einer ostafrikanischen Art, bei Chamaeleon matschiei, auch im weiblichen Geschlecht[15].

Unter den Wirbellosen sind es vor allem die Schmetterlinge, welche in Beispielen hier herangezogen werden können. Wenn unter den Aurorafaltern eine südeuropäische Art, die Euchloë euphenoides, den orangefarbenen Fleck der Vorderflügel, der sonst nur den Männchen zukommt, auch im weiblichen Geschlecht aufweist[51], wenn das glänzende Blau der männlichen Morpho-Falter

vereinzelt auch bei den sonst stets mattgefärbten Weibchen sich zeigt[52], so sind hier wohl sicherlich Übertragungsvorgänge wirksam. Als bestes Beispiel dieser Art pflegen wohl die Bläulinge der Gattung Lycaena angeführt zu werden[53]. Da gibt es Arten, welche in beiden Geschlechtern einfach braun sind (Lycaena agestis, admetus), andere, bei welchen allein die Männchen das leuchtende Blau auf ihrer Flügeloberseite tragen (Lyc. alexis, adonis, damon) und schließlich solche, bei denen Männchen und Weibchen nahezu (Lyc. tiresias, argiolus) oder vollständig (Lyc. beatica und andere tropische Formen) gleich intensiv blau gefärbt sind. Eine vermittelnde Zwischenstufe in diesem Übertragungsprozesse würde die Lycaena meleager sein, welche zweierlei Weibchen, zumeist braune, aber daneben auch schon blaue besitzt. Es wird die Richtigkeit dieser Ableitung indessen neuerdings[54] bestritten, es sollen die blauen Formen die ursprünglichen, die braunen die abgeleiteten Typen sein, es wird die ganze Reihe also direkt umgekehrt, ob mit Recht, ist nicht gerade leicht zu entscheiden.

Von großer Bedeutung für das Zusammenfinden der Geschlechter sind Duftorgane. Wir haben ihre weite Verbreitung bereits im fünfzehnten Kapitel kennen gelernt, haben da zugleich gesehen, wie solche Duftorgane gar nicht so selten, bei Krokodilen etwa und bei vielen Säugetieren, beiden Geschlechtern zukamen, sie mithin gleichzeitig auch für die Erkennung der Artgenossen wirksam sind. Welche der beiden Funktionen in solchen Fällen primär war, läßt sich schlechterdings nicht entscheiden, und damit zugleich nicht, ob das betreffende Duftorgan von vornherein gemeinsamer Erwerb beider Geschlechter war oder zunächst nur vom einen entwickelt und nachträglich auf das andere übertragen wurde. Erst dann, wenn wir solche Duftorgane als ausgesprochen spezifische Geschlechtsmerkmale im einen Geschlecht antreffen, wir sie im anderen dagegen nur andeutungsweise in schwankendem Ausbildungsgrade wiederfinden, so dürfen wir darin wohl das Wirken von Übertragungsvorgängen erblicken. Eine Eigentümlichkeit vieler männlicher Fledermäuse prägt sich in dem Besitz duftender Drüsensäcke aus, die zumeist den Weibchen gänzlich fehlen. Nur bei Phyllorhina ist der Stirnsack der Männchen (Fig. 394, S. 402) durch eine leichte Hauteinsenkung bei den Weibchen angedeutet und nur bei Taphozous ist der Kehlsack der Männchen (vergl. S. 401) zum wenigsten bei den Weibchen einiger Arten durch eine dünne halbkreisförmige Hautfalte gekennzeichnet[55]. Die männlichen Tritonen verwenden in ausgiebigstem Maße zu sexuellem Reiz die Riechstoffe einer am Kloakenwulst ausmündenden Bauchdrüse (vergl. S. 399), in Rudimenten tritt diese Bauchdrüse auch auf bei den Weibchen von Triton cristatus und taeniatus[56], ohne daß sie indessen hier schon irgendwelche funktionelle Bedeutung gewonnen zu haben scheint. Spezifischste männliche Duftorgane sind die Duftschuppen der Schmetterlinge (vergl. S. 408ff.). Ihre Übertragung auf das weibliche Geschlecht bereitet sich vor, wenn solche Schuppen zunächst vereinzelt bei den Weibchen in geringerer Zahl, wie etwa bei den Weibchen einer Aberration (ceronus) von Lycaena adonis[57], oder in schwächerer Ausbildung und weniger stark duftend auftreten, wie etwa bei den Weibchen einiger südamerikanischer Tagfalter aus der Familie der Neotropiden, der Gattungen

Thyridia und Methona[58]. Der Übertragungsprozeß ist vollendet bei einigen Kleinschmetterlingen, wie etwa bei Aciptilia pentadactyla oder bei Notris verbascella, wo die Duftschuppen in beiden Geschlechtern ganz gleichen Entwicklungsgrad zeigen, sie mit ihrem Duft in Erweiterung ihrer Funktion jetzt auch ganz allgemein dem Zusammenführen der Artgenossen überhaupt dienen müssen[59].

Entsprechende Übertragungsvorgänge und damit verbundene entsprechende Funktionserweiterungen lassen sich endlich auch feststellen an sexuellen Lautorganen, und zwar gerade innerhalb der beiden Tiergruppen, für welche sexuelle Locktöne eine besonders große Bedeutung besitzen, bei Grillen und Heuschrecken sowie bei Vögeln. Für erstere ist bei einer früheren Gelegenheit (S. 422) schon alles Wesentliche gesagt worden. Wo da der Stridulationsapparat im weiblichen Geschlecht überhaupt auftritt, da ist er in der Regel schwächer entwickelt, vereinfacht in seinen Elementen, etwas abweichend im Aufbau, in der Verwendung der einzelnen Schrilladern und Schrillkanten, unterlegen in seinen Leistungen. Es kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, daß dies alles Anfänge, Versuche sind, das ursprünglich rein männliche Lautorgan nun zugleich auch weiblichen Besitz werden zu lassen und dadurch ganz allgemein ein neues Hilfsmittel zur Verständigung der Artgenossen zu gewinnen. Bei einigen wenigen Locustiden ist das tatsächlich ungefähr erreicht, da sind die Schrillapparate beider Geschlechter in ihrer Ausbildungshöhe nur noch sehr wenig voneinander verschieden[60].

Vom Stimmapparat der Vögel scheint der Syrinx durchaus von vornherein in beiden Geschlechtern als Eigentum erworben zu sein, eine Art von Entwicklungshemmung mag ihn allein im weiblichen Geschlecht auf einem weniger hoch differenzierten Zustand belassen haben. Der Syrinx hätte demnach als Lautorgan ursprünglich durchaus im Dienst der Arterkennung gestanden, und es würden die von ihm hervorgebrachten Laute nachträglich erst dann für die Geschlechtserkennung und Geschlechtserregung von Bedeutung geworden sein, als sie beim Männchen eine stärkere Tonfülle erreichten, als vor allem ein besonderer Singinstinkt die Anwendung dieses Lautapparates so unendlich vervollkommnete[61]. Aber die männlichen Vögel besitzen daneben noch mancherlei andere, ihrem Geschlecht eigentümliche Stimmapparate (vergl. S. 429ff.). Dahin gehören die Paukenbildungen an der Trachea der männlichen Entenvögel, ihren Weibchen fehlt jegliche Spur davon, mit einziger Ausnahme der australischen Mareca punctata, wo auch das Weibchen eine Trachealerweiterung aufweist[62], mit weiterer Ausnahme der Jugendstadien, wo zum wenigsten bei Anas boschas sich bis zum zwanzigsten Bebrütungstage eine deutliche linksseitige Anschwellung der Trachea auch bei weiblichen Embryonen nachweisen läßt[63]. Hier hätten wir also ganz offenbar Anfangszustände eines sich anbahnenden Übertragungsprozesses vor uns, ein solcher führt zu weit höherer Vollendung bei den nicht weniger eigenartigen Schlingenbildungen, welche an der Trachea so mancher Vögel sich finden. Eine rein männliche Eigentümlichkeit ist diese Schlingenbildung beim Auerhahn, bei den meisten Paradiesvögeln und Hokkos. Sie macht sich andeutungsweise bemerkbar bei den Weibchen von Anseranas melano-

leuca[64], sie tritt bereits in klarer Ausprägung auf bei den Weibchen von Phonygammus gouldi (Fig. 708 B), das heißt also gerade bei den Weibchen des Paradiesvogels, bei dem die Trachea mit ihren sechs bis neun Windungen den Höhepunkt ihrer Schlingenbildung im männlichen Geschlecht (Fig. 708 A) erreicht hat[65]. Auch bei Grus leucogeranos bleibt die weibliche Trachea in ihrer Schlingenbildung noch hinter der männlichen zurück[64], bei allen übrigen Arten der Gattung Grus und dann weiter bei Penelope, Guttera, Cygnus musicus ist aber schließlich diese Eigentümlichkeit vollwertiger Besitz beider Geschlechter geworden.

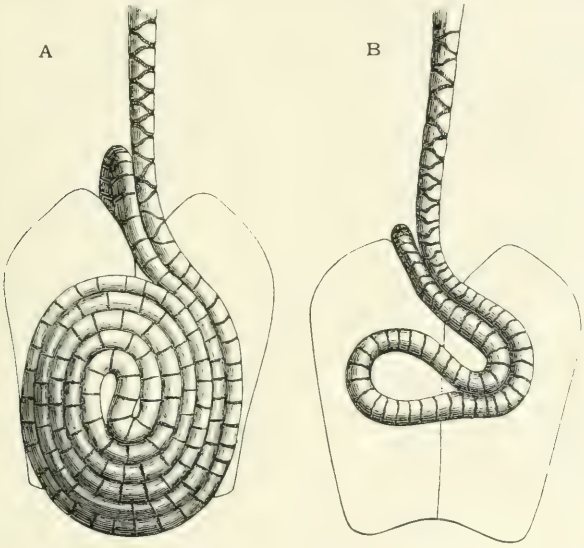


Fig. 708. Trachea von Phonygammus gouldi: A des Männchens, B des Weibchens. (Nach Pavesi[65].)

Waffen, Sinneswerkzeuge, Schutz- und Erkennungsmerkmale, das sind alles Bildungen, deren Übertragung auf das andere Geschlecht sich dann, wenn die Möglichkeit zu einer solchen überhaupt besteht, überaus leicht aus dem Prinzip der Funktionserweiterung erklären läßt. Es versagt eine solche Erklärung völlig, wenn das eine Geschlecht den Gesamthabitus des anderen Geschlechts anzunehmen beginnt. Das Weibchen des Gletschergastes, Boreus hiemalis, weist, wie so manche andere Insektenweibchen, ganz rudimentäre Flügel auf, das Männchen folgt ihm mit seinen schmalen, an der Spitze pfriemenförmig auslaufenden, nervaturlosen Flügeln (vergl. Fig. 214, S. 224) in dieser Rückbildung nach[66]. Bei den Gattungen Bostrychopsis, Schistoceros und Heterobostrychus aus der Käferfamilie der Bostrychiden beginnen die Männchen in

wechselnden Graden, in wechselnder Zahl und in wechselnden Kombinationen den äußeren Geschlechtshabitus der Weibchen anzunehmen. Die glatte einfach gewölbte Stirn der Männchen findet sich bei eben diesem Geschlecht zu einem Buckel oder Kiel erhoben, wie es für die Weibchen Regel ist, der Prothorax der Männchen verliert die Hörnerfortsätze seiner Vorderecken und wird dadurch dem weiblichen Prothorax ähnlich, es verlieren die männlichen Elytren ihre charakteristischen Skulpturen und werden glatt wie die weiblichen Elytren[67]. Am allermerkwürdigsten verhalten sich die Männchen gewisser Ameisen[68]. Da haben wir zunächst die Gattung Ponera, deren Männchen noch normal geflügelte Ameisenmännchen sein können, daneben aber die ausgesprochenste Tendenz entwickeln, Merkmale der Arbeiter, also des weiblichen Typus anzunehmen (ergatomorphe, ergatoide Männchen, Ergataner der Autoren). Einen Übergangstypus bietet Ponera eduardi. Da treten wohl noch normalgeflügelte Männchen auf (Fig. 709A), neben ihnen zeigt sich aber zugleich eine zweite Männchenform (Fig. 709B), die in ihrer Flügellosigkeit und in Teilen ihrer Kopfbildung arbeiterähnlich ist, in den dreizehngliedrigen Antennen sowie dem buckeligen Rückenprofil des Thorax wenigstens noch an den männlichen Habitus erinnert und nur im Abdomen noch ganz männlich ist. Bei Ponera punctatissima ist dann der Übergang zum anderen Geschlecht scharf durchgeführt. Hier gibt es nur noch eine Männchenform (Fig. 709C) und diese ist fast völlig von arbeiterartigem Gepräge. Der Kopf trägt jetzt weibliche Antennen mit langem Schaft und mit zwölf (statt dreizehn) Gliedern, die Flügel fehlen, der Thorax ist weibchenartig und selbst das Abdomen bewahrt nur noch in seiner größeren Segmentzahl und in seinen Kopulationsorganen auch äußerlich seinen Männchencharakter. Fast vollständig ergatomorph erscheint ferner das Männchen von Formicoxenus, am weitesten hat es aber in der Annahme von weiblichen Charakteren das Männchen

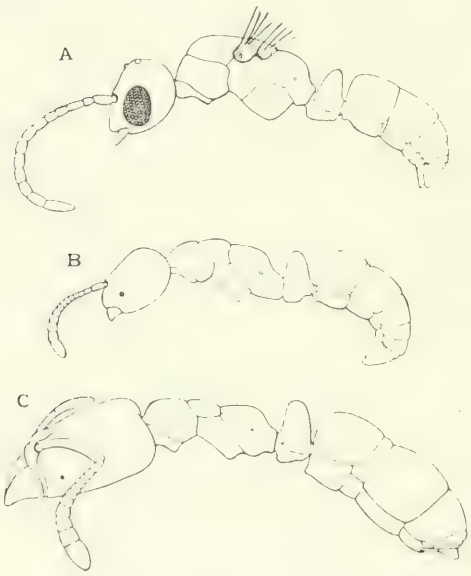


Fig. 709. Männchenformen der Ameisengattung Ponera: A geflügeltes Männchen von Ponera eduardi, B flügelloses Männchen derselben Art, C ergatomorphes Männchen von Ponera punctatissima. (Nach EMERY[68])

von Anergates gebracht (Fig. 710). Hier sind es in der Gestalt des Kopfes, der Gliederzahl der Antennen, vor allem aber in der Umbildung des Abdomens zu einem großen dicken, nach unten zusammengekrümmten Körperabschnitt wirkliche weibliche Charaktere, die an einem im übrigen durchaus männlich funktionierenden Körper zum Ausdruck kommen (gynaekomorpher Typus, Gynaekaner). Über die Ursachen dieser sonderbaren Umbildungserscheinungen vermögen wir gar nichts auszusagen.

Von Unerklärlichem kommen wir zu Widersinnigem. Widersinnig ist es, wenn Merkmale, die einer ganz speziellen Geschlechtsfunktion des einen Geschlechts angepaßt sind, im anderen auftreten, ohne daselbst irgendwelche Funktionen erfüllen zu können. Der schwielenartige Haftapparat, der bei den Männchen des Salamanders Diemyctylus viridescens auf der Unterseite der Oberschenkel auftritt und zum Festhalten des Weibchens während des Liebesspieles vortreffliche Dienste leistet (vergl. S. 325), hat gar keinen Sinn, wenn er

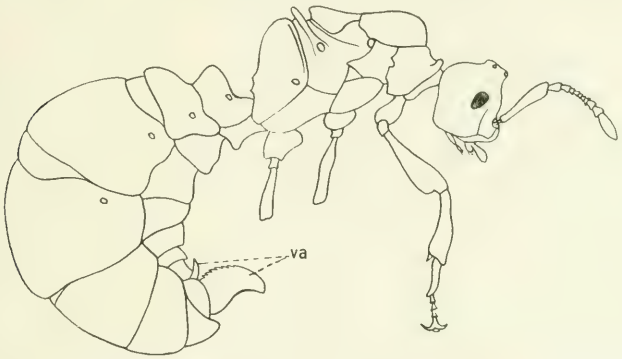


Fig. 710. Weibchenähnliches Männchen von Anergates atratulus. Schienen und Tarsen der mittleren und hinteren Extremität sind weggelassen. (Nach Adlerz[68].) va Genitalklappen.

auch beim Weibchen an der entsprechenden Stelle sich entwickelt, wie er es tatsächlich, freilich in abgeschwächter Form, tut[69]. Den Eidechsenmännchen dienen als entsprechende, bei der Paarung selbst in Aktion tretende Haftvorrichtungen die Femoralorgane (vergl. S. 325), auch ihnen begegnen wir, in allerdings viel schwächerer Ausbildung, bei den Weibchen vieler Lacertiden, Iguaniden und anderer Eidechsenfamilien wieder[70], ohne daß da irgendwelche Funktion denkbar wäre, weshalb sie auch während der Brunstzeit keinerlei Veränderungen, etwa Verstärkungen erfahren.

Der Widersinn wird noch offenbarer in dem Verhalten des Mammarapparates der Säugetiere. Dieser Apparat, der für den weiblichen Organismus als Nährorgan der Jungen so bedeutungsvoll ist, er findet sich konstant auch im männlichen Geschlecht und das, obwohl bei den Säugern das männliche Geschlecht keinen Anteil nimmt an der Ernährung der Jungen. Der gesamte Apparat ist

vorhanden, wenn auch in der Regel in schwächerer Ausprägung seiner einzelnen Teile. Beim Manne beispielsweise ist neben kleiner Brustwarze und schmalem Warzenhof auch eine Milchdrüse von ein bis fünf Zentimeter Breite und zwei bis sieben Millimeter Dicke ausgebildet, aber diese Drüse entbehrt der festen Konsistenz, zeigt nur wenig verzweigte Milchgänge, keine echten Drüsenbläschen, besteht vorwiegend aus Bindegewebe[71]. Es ist weiter eine ziemlich genaue Parallele in Zahl, Anordnung und speziellem Aufbau des Mammarapparates zwischen beiden Geschlechtern vorhanden[72]. Zahlreichen Zitzen des Weibchens entsprechen ebenso zahlreiche des Männchens und es bedeutet eine nur unwesentliche Abweichung, wenn beim Eber statt der fünf bis acht Paare Zitzen des weiblichen Schweines deren nur vier Paare auftreten, oder beim Hunde nur drei Paare statt der vier bis fünf Paare der Hündin. Einem einzigen Zitzenpaar der Weibchen entspricht stets ein ebensolches der Männchen, so bei den Primaten; zu Euterbildungen treten unter deutlicher Ausprägung von Strichkanal und Milchzisterne die Zitzen zusammen auch beim Bullen (mit zwei Paar Zitzen) und beim Ziegenbock (mit einem Zitzenpaar) und die Übereinstimmung geht im letzteren Falle sogar so weit, daß sich auch beim Ziegenbock nicht selten die kleine verkümmerte Zitze wie bei der Ziege zeigt; besondere Zitzentaschen, in deren Innerem erst die Zitzenrudimente liegen, finden sich auch bei den männlichen Walen. Polymastie ist auch beim Manne anzutreffen, nur in geringerem Prozentverhältnis als beim Weibe[73].

Fig. 711. Starke Ausbildung der Brüste bei einem fünfunddreißigjährigen Manne aus Neu-Guinea (aus der Gegend der Mündung des Markham). (Nach Neuhauss[74].)

Die Annäherung an das weibliche Geschlecht kann noch weiter gehen. Bei manchen Völkergruppen, wie etwa bei den Papuas Neu-Guineas, tragen die Männer häufig ungewöhnlich stark entwickelte Brüste, die einen direkt frauenartigen Eindruck machen (Fig. 711), und das zumal dann, wenn auch die Brustwarze aus einem leicht gewölbten Warzenhof kräftig hervortritt[74]. Eigenartigerweise betonen männliche Holzstatuen aus dem Neu-Guinea benachbarten Inselgebiet, die sog. „Uli" aus Neu-Mecklenburg (Fig. 712), das starke Hervortreten der Brüste am männlichen Geschlecht in besonders auffallendem Maße, voll entwickelte weibliche Brüste vereinigen sich da am gleichen Körper mit einem

kräftigen männlichen Genitale, das sogar vielfach in Erektion dargestellt ist. Und solche Verknüpfung zeigt sich als gelegentliches Vorkommnis wohl bei allen Stämmen der Menschheit, in der Erscheinung der Gynaekomastie, die mit rein männlichem Körperhabitus den Besitz voll entwickelter Weiberbrüste vereinigt. Den in der Literatur beschriebenen und abgebildeten Fällen füge ich einen neuen von überaus charakteristischer Ausprägung in einem vollmännlichen Kamerunneger mit üppigen Frauenbrüsten hinzu (Fig. 713). Dem morphologischen Ausbildungsgrad kann dann schließlich auch eine vollwertige funktionelle Betätigung zur Seite treten. Seit langem berühmt ist der Fall, den Humboldt[75] aus Südamerika beschrieben hat, wonach ein Landbauer europäischer Herkunft in dem Dorfe Arenas (in Neu-Andalusien) sein Kind fünf Monate lang zwei- bis dreimal täglich stillte. Solcher Fälle hat es noch mehr gegeben, sie sind bekannt geworden aus Deutschland, Italien, Griechenland und China[76]. Es sei hinzugefügt, daß in einer ganzen Reihe von Fällen auch bei männlichen Haustieren, bei Ochsen, Ziegen- und Schafböcken eine starke Milchsekretion gelegentlich beobachtet worden ist[77], die im besonderen bei Ziegenböcken wohl gar ein mehrjähriges regelmäßiges Melken ermöglichte. Ein solches Vorkommnis liegt offenbar auch der Abbildung zugrunde, die ich in dem alten zoologischen Werke des Jonstonus[78] finde und die ich in Figur 714 wiedergebe.

Fig. 712. Männnliche Holzstatuen (Uli) aus Neu-Mecklenburg. (Nach einer Photographie von Schaustücken aus dem Städtischen Museum für Natur-, Völker- und Handelskunde zu Bremen.)

In einem einzigen Fall scheint die gelegentliche hypertrophische Entwicklung des männlichen Mammarapparates zu einer regulären, konstant funktio-

nierenden Einrichtung geführt zu haben, nämlich bei einigen tropischen Fledermäusen[79]. Bei dem Cynonycteris grandidieri von Sansibar sowie bei dem Cynopterus marginatus von Ceylon lassen die männlichen Zitzen in ihrer Ausbildungshöhe keinerlei Unterschiede gegenüber den weiblichen erkennen und funktionieren wahrscheinlich auch völlig gleichwertig, insofern man Grund zu der Annahme hat, daß bei der Geburt zwei Junge geboren werden und eines derselben dann vom Männchen übernommen, getragen und gesäugt wird. Bei Cynopterus-Männchen sind sogar besondere Anpassungen zum Tragen der Jungen festgestellt worden, wie man sie übrigens auch noch von anderen männlichen Fledermäusen in Form taschenartiger Sackbildungen kennt.

Fig. 713. Gynakomaster Mann aus Mamfe (N.-W.-Kamerun). (Nach einer Photographie (Diehl) aus dem Museum für Völkerkunde zu Leipzig).

Der Widersinn ist damit aufgehoben, ein spezifisch weibliches Merkmal hat jetzt auch am männlichen Körper seinen Sinn erhalten, unter Beibehaltung seiner ursprünglichsten geschlechtlichen Funktion. Und das läßt nun die Frage aufwerfen, ist der Mammarapparat überhaupt ein spezifisch weibliches Organ? Da haben wir zunächst eine wichtige Tatsache, welche diese Frage durchaus verneint. Bei den Monotremen, im besonderen bei Echidna, sind beide Geschlechter mit Mammardrüsen von ungefähr gleichen Dimensionen ausgestattet, wenn auch das Männchen an dem Säugegeschäft selbst keinen Anteil nimmt[80]. Und dieser Befund ließe sich wohl am ungezwungensten derart deuten, daß eben bei den ursprünglichsten Säugetieren beide Geschlechter sich in das Brutgeschäft teilten, wie wir es ja auch jetzt noch so vielfach bei den Vögeln beobachten können, daß mithin die Mammardrüsen ein gleichzeitiger Erwerb beider Geschlechter gewesen wären und daß die jetzigen Anlagen derselben im männlichen Geschlecht eben Rudimente von einst vollkommneren Zuständen seien. Diese Deutung ist mög-

lich, sie läßt sich nicht widerlegen, obwohl wir nicht vergessen dürfen, daß die Monotremen wohl eine primitive, aber auch sehr weit abseits von der Hauptentwicklungsrichtung stehende Gruppen von Säugetieren repräsentieren[81], deren Eigentümlichkeiten nicht in allem ohne weiteres auf die echten Säugetiere übertragbar zu sein brauchen. Ganz sicher steht aber fest, daß die höheren Säugetiere — im besonderen die Monodelphier, da mit Ausnahme der Didelphyiden die übrigen Beuteltiere im männlichen Geschlecht keine Zitzenbildungen aufweisen — höchstens die ursprüngliche Mammardrüsenanlage als beiden Geschlechtern gemeinsames Merkmal von ihren Vorfahren übernommen haben können, daß aber ihre spätere Ausgestaltung ausschließlich im weiblichen Geschlecht sich vollzog und daß das morphologische Ergebnis dieser Ausgestaltung

Fig. 714. Gynäkomaster Ziegenbock. (Nach Jonstonus[78].)

dann auf das männliche Geschlecht übertragen wurde. Zahl und Lage der Zitzen, ihr Aufbau im einzelnen hängen ja aufs engste mit den besonderen Anforderungen des Säugegeschäftes zusammen, sind aus diesen allein erklärbar. Und daß dann zu einer Zeit, wo alle Hauptordnungen der Säugetiere sich mit ihren spezifischen Eigentümlichkeiten, also auch mit der Gestaltung ihres Mammarapparates fertig herausgebildet hatten, daß da die Männchen überall noch gleichwertig den Weibchen am Säugegeschäft teilnahmen, dafür fehlt uns aber auch jeglicher Anhaltspunkt, kann das ja doch mit Sicherheit nicht einmal für die Monotremen behauptet werden. Das Verhalten der oben genannten Fledermäuse ist ganz offensichtlich eine sekundäre Anpassung, hervorgegangen aus dem Bedürfnis, den Flug der Mutter nicht durch die Belastung mit zwei Jungen zu erschweren oder gar unmöglich zu machen.

Eine Stütze erfährt die vorgetragene, übrigens durchaus sehr allgemein vertretene Auffassung von der Natur der männlichen Zitzen durch eine noch sehr viel widersinnigere Erscheinung ähnlicher Art bei denselben Säugetieren und dazu bei deren Ahnenformen, den Sauropsiden. Es handelt sich um die Wiederkehr des spezifisch männlichen Begattungsgliedes, des Penis, bei den Weibchen in Form der Clitoris. Wir müssen diese Gebilde zunächst ein wenig ausführlicher betrachten. Bei den weiblichen Eidechsen werden in verkümmerter Form die Begattungsglieder der Männchen in gleichfalls paariger Ausbildung wiederholt[82], bei den Krokodilen[83] und bei den Schildkröten[84] ist die Clitoris ganz wie der Penis unpaar, beträchtlich kleiner zwar als dieser, im einzelnen aber jeweils genau so gebaut wie der Penis des zugehörigen Männchens. Bei Trionyx beispielsweise ist die Clitoris ebenso eigenartig in fünf Zipfel ausgezogen, wie es der Penis zeigt, die dorsale Rinne ist oberflächlich deutlich ausgeprägt, im Inneren findet sich kavernöses Gewebe und eine fibröse Platte (vergl. Fig. 226 C, S. 235). Und auch bei den Vögeln erscheint die Clitoris überall da, wo ein männliches Begattungsglied überhaupt entwickelt ist, als dessen verkleinertes Abbild[85].

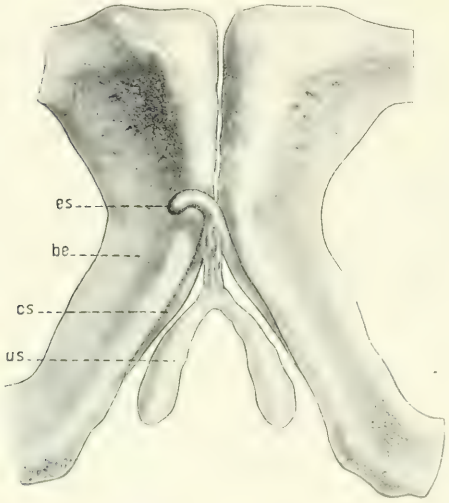


Fig. 715. Schwellkörperapparat der äußeren Begattungsorgane des menschlichen Weibes. (Nach Bouchery et Jayon[87]) be Beckenknochen, es Stammschwellkörper, cs Spitzenschwellkörper, us Urethralschwellkörper (= Vorhofszwiebel oder Bulbus vestibuli).

Sehr viel mannigfaltiger gestalten sich die Beziehungen zwischen Clitoris und Penis bei den Säugetieren. Wie wir bei der Darstellung des letzteren als besonderes Beispiel zunächst den Menschen wählten (vergl. S. 237), so auch jetzt für die Clitoris[86]. Gelegen ist sie im oberen oder vorderen Winkel der Schamspalte, aus der allein ihre von einem dünnen Hautüberzug bekleidete und von oben her durch die Präputialfalte überdeckte Glans äußerlich hervorragt (vergl. Fig. 259, S. 272). Ihr innerer Aufbau schließt sich völlig dem des Penis an (Fig. 715). Auch hier unterscheiden wir zunächst ein paariges Schwellkörpersystem, die Stammschwellkörper (Corpora cavernosa clitoridis), welche jederseits den Beckenknochen ansitzen und von diesen aus konvergierend nach vorn ziehend sich zu dem eigentlichen Stamm der Clitoris zusammenfügen. Dieser Stamm erscheint

in scharfem Winkel gegen seine Wurzeln abgeknickt, seinem Vorderende aufgesetzt ist der unpaare Spitzenschwellkörper, das Corpus cavernosum glandis, so daß also auch hier eine echte Eichel zustande kommt. Etwas abweichend verhält sich das dritte Schwellkörpersystem, der Urethralschwellkörper. Derselbe stellt einen hufeisenförmigen, den Scheidenvorhof umfassenden Körper dar, dessen beide Schenkel nach vorn hin konvergieren, verschmelzen und dann auch Anschluß an den Clitorisstamm von dessen Ventralseite her gewinnen. Damit sind die gleichen Beziehungen hergestellt, wie sie der Urethralschwellkörper des Penis aufweist, die Besonderheiten der Lage im Bereiche der Clitoris erklären sich völlig daraus, daß hier im weiblichen Geschlecht die Urethra keine Beziehungen zum eigentlichen Clitorisstamm besitzt. Ihrem Umfange nach stehen die Schwellkörper so wie die ganze Clitoris sehr beträchtlich hinter denen des Penis zurück, in histologischer Hinsicht ist das Schwellgewebe viel weniger typisch entwickelt, zeigt es weite dünnwandigere Maschenräume, enthält es viel mehr Bindegewebe. Immerhin vermögen die Schwellkörper aber doch noch einen erektionsartigen Zustand herbeizuführen.

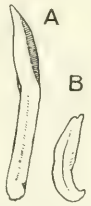


Fig. 716. Penisknochen eines jungen Männchens (A) und Clitorisknochen eines Weibchens (B) von Putorius putorius. (Nach Pohl[92].)

Und so vielgestaltig dann die Begattungsglieder der Säugetiere sind, so vielgestaltig sind auch die Formen der Clitoris. Den vier Endlappen des Penis von Echidna (vergl. Fig. 227, S. 237) entsprechen vier ebensolche zylindrische Fortsätze der kleinen weiblichen Clitoris[88], zu dem gespaltenen Begattungsglied so vieler Beuteltiere (vergl. S. 240) steht eine ebensolche Clitoris in genauer Parallele[89]. Bei Didelphys dorsigera beispielsweise zerfällt die Clitoris ganz wie der Penis der Männchen in zwei völlig getrennte Hälften, die sogar auf ihrer Innenseite deutlich wahrnehmbar die Längsrinnen erkennen lassen, bei anderen, wie beim Beuteldachs (Perameles), der gleichfalls einen völlig gespaltenen Penis aufweist, entspricht dem wenigstens eine an der Spitze gespaltene Clitoris, wogegen bei solchen Formen, deren Penis einfach gestaltet ist, wie etwa bei den Macropodinen, da auch die Clitoris einfach zapfenförmig erscheint. Beim Pferde ist der Clitorisstamm breit, beim Schwein geschlängelt, bei den Wiederkäuern S-förmig gekrümmt; es ist ein Spitzenschwellkörper unter Bildung einer Eichel vorhanden bei der Clitoris des Pferdes und des Hundes, er fehlt den Wiederkäuern, dem Schweine, und alles das in genauester Übereinstimmung mit dem Penis der zugehörigen Männchen[90]. Die Übereinstimmung geht bis in die feinsten Einzelheiten hinein, die besonderen Verhältnisse des Oberflächenreliefs, wie sie die Eichel des Pferdepenis aufweist, sie finden sich an der Clitoris der Stute wieder[90], die Clitoris des Schafes ist im wesentlichen ein verkleinertes Abbild des Penis des Schafbockes[91]. Wenn ein Penisknochen vorhanden ist, so tritt entsprechend ein Clitorisknochen auf, der dann gleichfalls häufig bis ins einzelne hinein, nur in verkleinertem Maßstabe, die besondere Form jenes ersten wieder-

holt. So läßt der Clitorisknochen des Weibchens von Putorius putorius die gleiche geknickte Lanzettform (Fig. 716B) erkennen, wie sie auf jugendlichen Stadien der Penisknochen (Fig. 716A) desselben Raubtieres zeigt, bei Ictis ermineus erscheint die gleiche Perforation nahe dem distalen Ende bei Penis- wie Clitorisknochen[92].

Die Annäherung der Clitoris an das männliche Begattungsglied wird dann fernerhin dadurch noch einen Schritt weiter geführt, daß schließlich auch die Urethra von ihr aufgenommen wird. Diesen Prozeß können wir in einzelnen Phasen seines Verlaufes Schritt für Schritt bei den Nagetieren verfolgen[93]. Bei den Eichhörnchen, beim Biber und vielen anderen mündet die Urethra ziemlich weit nach innen von der Clitoris in den Urogenitalsinus ein (Fig. 717A),

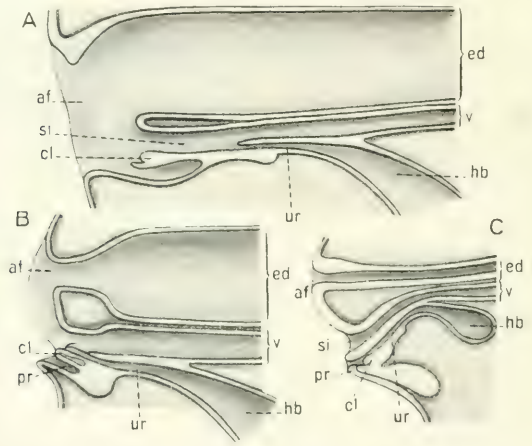


Fig. 717. Längsschnitte durch den äußeren weiblichen Urogenitaltraktus verschiedener Nagetiere: A von Castor canadensis, B von Hystrix cristata, C von Mus decumanus. (Nach Tullberg[93].) af After, cl Clitoris, ed Enddarm, hb Harnblase, pr Präputium, si Urogenitalsinus, ur Urethra, v Vagina.

es beginnt diese Mündung sich zu verschieben bis an die Wurzel der Clitoris, von wo eine oberflächliche Furche, gebildet aus den Rändern des aufgespaltenen Präputiums, den Harn nach außen leitet, so beispielsweise beim Stachelschwein (Fig. 717B). Und schließt sich endlich die genannte Präputialrinne vollständig über der Clitoris zusammen, so nimmt sie zugleich die Urethralmündung in sich auf und läßt diese nun erst auf der Spitze der Clitoris austreten. Es wird mithin die letztere in ihrer Gesamtheit von der Urethra durchzogen wie im männlichen Geschlecht, so zeigen es vor allem viele Mäuse (Fig. 717C). Daneben bleibt ein selbständiger weiblicher Geschlechtsausführgang in Form des ursprünglichen Urogenitalsinus erhalten.

Eine derartige Durchbohrung der Clitoris findet sich des weiteren außerhalb der Ordnung der Nagetiere bei einzelnen Insektenfressern (Talpa, Sorex)[94] und Fledermäusen (Noctilio leporinus, Cheiromeles torquatus)[95] sowie vor allem fast ausnahmslos bei den Halbaffen, etwa bei der Gattung Stenops (Fig. 718)[96].

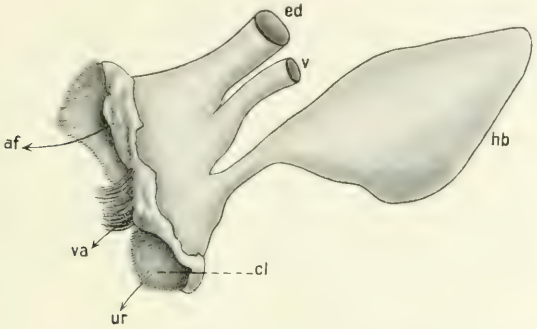


Fig. 718. Äußere weibliche Genitalorgane von Stenops, mit durchbohrter Clitoris. (Nach Schroeder van der Kolk et Vrolik[96].) af Afteröffnung, cl Clitoris, ed Enddarm, hb Harnblase, ur Urethralöffnung, v Vagina, va Vaginalöffnung.

Und zu dem allem kann treten eine enorme Größenzunahme. Schon bei dem eben genannten Stenops ragt die Clitoris als voluminöser Körper weit vor, noch deutlicher markiert sich eine wahrhaft penisartige äußere Form bei einem anderen Halbaffen, bei Lemur varius (Fig. 719A) oder bei Octoclinus crassicaudatus[97], noch weiter geht das bei einigen neuweltlichen Affen[98]. Bei Mycetes (Fig. 719B) springt die kegelförmige, von einem manschettenartigen Präputium umschlossene Clitoris formbestimmend aus der weiblichen Genitalregion vor und noch viel mehr gilt dies von der Gattung Ateles (Fig. 720). Als voluminöser fleischiger Zapfen hängt da die Clitoris vor der Schamspalte herab, umhüllt von lockerer Haut und durchzogen auf der Unterseite von einer Furche, die unmittelbar in die eigentliche Schamspalte übergeht. Ihr Inneres ist von gewöhnlichem Bindegewebe erfüllt, nicht von kavernösem Schwellgewebe, sie ist also nicht erektil. Eine beträchtliche Längenentwicklung der Clitoris zeigen ferner einzelne Fledermäuse, wie etwa die Gattung Noctilio, deren Clitoris eine Größe von fast einem

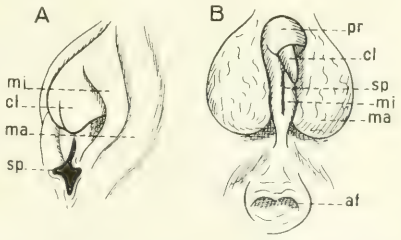


Fig. 719. Weibliche Genitalregion von Lemur varius (A) und von Mycetes niger (B.) (Nach Bolk[97].) af Afteröffnung, cl Clitoris, ma große Schamlippen, mi kleine Schamlippen, pr Präputium, sp Schamspalte.

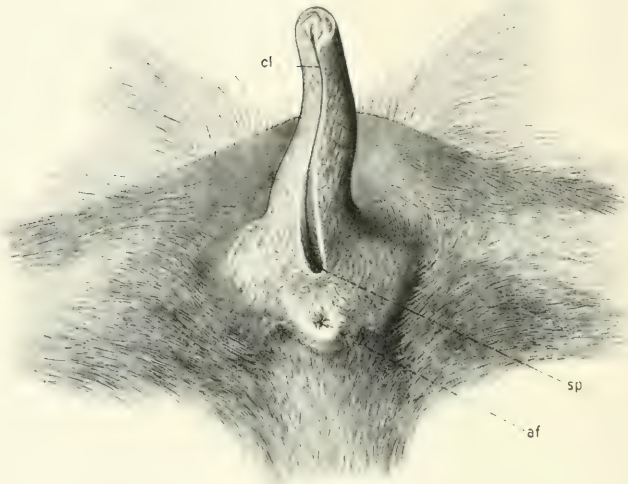


Fig. 720. Äußere weibliche Genitalregion von Ateles beelzebuth. (Nach Fugger[98].) af Afteröffnung, cl Clitoris mit Längsfurche, sp Schamspalte.

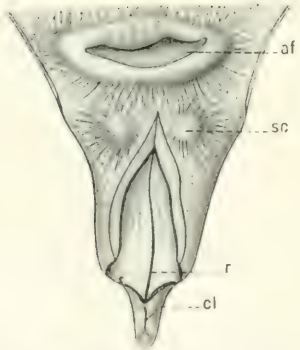


Fig. 721. Hinteransicht der äußeren weiblichen Genitalregion von Cryptoprocta, mit aufgeschnittenem Urogenitalsinus. (Nach Lönnberg[100].) af Aftertasche, cl Clitoris, r Urethralrinne, sc scrotumartige Erhebungen.

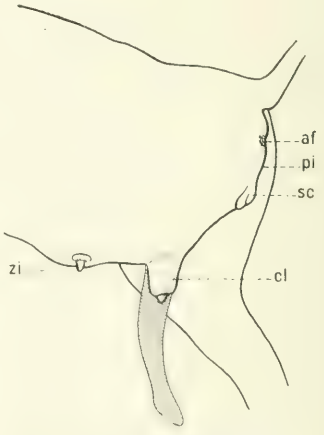


Fig. 722. Topographie der äußeren Sexualorgane einer weiblichen Hyaena crocuta. (Nach Grimpe[101].) af After, cl Clitoris mit Präputialfalte, pi Perineum, sc scrotumartige Erhebungen, zi Zitzen.

Zentimeter erreicht[99], eine ebensolche Entwicklung läßt erkennen das Weibchen von Cryptoprocta, einem zwischen Feliden und Viverriden stehenden Raubtier[100]. Auch da ragt eine große Clitoris, welche wie der Penis des zugehörigen Männchens mit Stacheln besetzt ist und im Innern ein Os priapi enthält, weit aus einem taschenförmig ihre Basis umschließenden Präputium vor, auch da trägt sie auf ihrer nach hinten gekehrten Fläche eine Rinne als Fortsetzung der Urethra (Fig. 721).

Das Äußerste in der Annäherung des weiblichen Begattungsapparates an das männliche Genitale leistet sich aber unstreitig die weibliche Hyaena

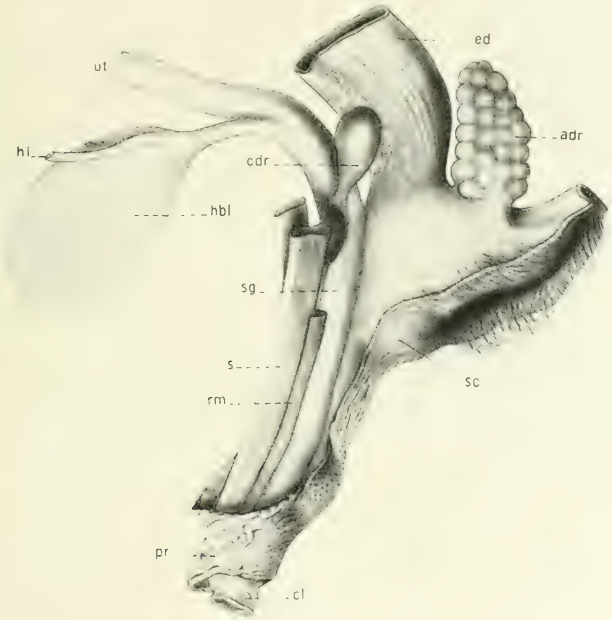


Fig. 723. Weiblicher Genitaltraktus von Hyaena crocuta. (Nach Watson, 1877[101].) hdr Analdrüse, cdr Cowpersche Drüse, cl Clitoris mit Mündung des Urogenitalkanals, ed Enddarm, abl Harnblase, hl Harnleiter, pr Präputium, rm Rückziehmuskel der Clitoris, s deren Schwellkörper, sc scrotumartige Erhebung, sg Urogenitalgang, ut Uterus.

crocuta[101]. Die Annäherung ist hier so groß, daß es schlechterdings unmöglich ist, beide Geschlechter am Genitale voneinander zu unterscheiden. Zunächst gleicht schon die gesamte weibliche Perinealregion aufs vollständigste der männlichen (Fig. 722). Von der hinteren Bauchgegend hängt ein länglicher Körper herab, der umschlossen von einer Hautfalte einer vollen Erektion fähig ist und dann dem männlichen Penis in allem völlig gleicht. Das Gebilde stellt die Clitoris

mit Präputialfalte und Eichel dar, ist im Inneren gestützt durch umfangreiche Schwellkörper und kann durch besondere Retraktormuskeln in die Ruhelage zurückgebracht werden (Fig. 723). Eine typische Vulva fehlt, dafür erscheint die Spitze der Clitoris von einer Öffnung durchbohrt, und diese Öffnung entspricht der Vulva, insofern sie die Mündung des Urogenitalsinus repräsentiert. Es vereinigen sich nämlich Harnblasengang und distaler Uterusabschnitt schon sehr weit innen zu einem gemeinsamen Urogenitalgang und dieser durchsetzt dann nach Aufnahme mehrerer Drüsenkomplexe die ganze Clitoris bis zu ihrer Spitze (Fig. 723). Genau in der gleichen Weise wie sich im männlichen Geschlecht der Säuger Harnblasengang und Samenleiter in einem den Penis durchziehenden Urogenitalkanal vereinigen, so schließen sich hier im weiblichen Geschlecht Harnblasengang und Eileiter, bezüglich dessen periphere Vaginalteile zu einem ebensolchen, jetzt die Clitoris durchziehenden Urogenitalkanal zusammen. Wir können es auch derart ausdrücken, daß die Verlagerung der Urethra in die Clitoris, wie wir sie schrittweise bei den Nagetieren verfolgen konnten, hier bei der gefleckten Hyäne auch noch die Vagina und deren Fortsetzung, den Sinus urogenitalis, ergriffen hat. Damit ist die Annäherung an das männliche Geschlecht eine vollständige geworden, nicht gerade in zweckmäßiger Anpassung, da durch die auf der Spitze des weiblichen Gliedes gelegene relativ kleine Öffnung sowohl die Einführung des Penis bei der Begattung wie auch der Durchtritt der Jungen bei der Geburt erfolgen muß.

Es kann wohl kaum ein spezifischeres männliches Körpermerkmal gedacht werden als das männliche Begattungsglied und die Kräfte, welche stetig unter Verwendung der in den Erbsubstanzen enthaltenen Anlagen einen Ausgleich in der divergierenden Gestalt der Geschlechter herbeizuführen suchen, müssen außerordentlich stark sein, um ein Organ, das ja nur in Verbindung mit einem männlichen Genitalapparat wirkend gedacht werden kann, auch im weiblichen Geschlecht erstehen zu lassen. Ungestört können diese Kräfte freilich zunächst ihre Wirksamkeit nur entfalten auf Embryonalstadien geschlechtsuntätiger Indifferenz, und da treffen wir denn auch beispielsweise bei Eidechsen[102], Krokodilen[103] und Schildkröten[104] die Begattungsglieder in dieser Entwicklungsperiode in beiden Geschlechtern von nahezu gleicher Form und Größe. Später dann muß die offenbare Unzweckmäßigkeit hemmend wirken, es verharrt daher das Organ im weiblichen Geschlecht in der Regel sehr bald auf einem Zustand rudimentärer Ausbildung. Daß es sich im übrigen so überaus konstant überall erhält, das verdankt es wohl vor allem der Gegenwart der Wollustkörperchen, welche auf der Clitoris in der gleichen Weise wie auf dem Penis entwickelt sind und dieselbe zu einem spezifischen weiblichen Wollustorgan machen (vergl. S. 348)[105]. Erst eine völlig hemmungslos gewordene Übertragungskraft vermag dann jene unzweckmäßigen, ja widersinnigen Bildungen entstehen zu lassen, wie wir sie in den extremen Clitorisformen weiblicher Säugetiere kennen lernten. Und was da zu einem Allgemeingut der betreffenden Tierart geworden ist, das kann bei anderen nur gelegentlich hervortreten. Als anormale Bildung wächst die Clitoris dann über ihr normales Maß hinaus, überschreitet die ihrem

Wachstum gezogenen hemmenden Schranken und nimmt in allem, in Größe und in Form, den Charakter ihres männlichen Vorbildes, des Penis, an. Das Ergebnis zeigt in einer alle weiteren Erläuterungen unnötig machenden Weise die untenstehende Abbildung (Fig. 724) eines derartigen Falles von einem menschlichen Weibe. Es sind hier am Genitale eines weiblichen Körpers genau die gleichen Kräfte wirksam gewesen, welche am männlichen Körper des Gynäkomasten einen vollentwickelten Mammarapparat schaffen.

Die überaus hartnäckige Konstanz, welcher wir in dem Auftreten der Clitoris begegnen, hat noch einen zweiten, ganz andersartigen Erklärungsversuch gefunden in der Annahme eines primären Zwittertums der Wirbeltiere und also auch der Sauropsiden und Säugetiere. Wir werden diese angebliche Zwittrigkeit der Wirbeltiere sogleich noch näher zu erörtern haben, hier mag zunächst hinsichtlich des Verhältnisses von Clitoris und Penis nur soviel darüber gesagt werden, daß eine solche ursprüngliche Zwittrigkeit allenfalls allgemeine Anklänge an einen primitiven Einheitstypus beider Gebilde uns zeigen dürfte, niemals aber die so merkwürdigen Parallelen bis in die spezialisiertesten Besonderheiten der einzelnen Artgruppen hinein. Angenommen, daß eine solche Zwittrigkeit als realer Zustand geschlechtsreifer Individuen wirklich einmal bestanden hätte, sicherlich war sie nicht mehr vorhanden zu einer Zeit, als die großen Wirbeltierklassen sich sonderten, sicherlich war sie erst recht nicht mehr vorhanden, als gar die Sonderung der Ordnungen und Familien innerhalb dieser Klassen sich vollzog. Und wenn trotzdem hier überall die Clitoris jeweils aufs genaueste den ganz speziellen Sonderformen des zugehörigen männlichen Organes sich anpaßt, so bleibt dafür zum wenigsten nur die einzige Erklärung, daß primär die funktionelle Beanspruchung die Form des männlichen Begattungsgliedes schuf und sekundär

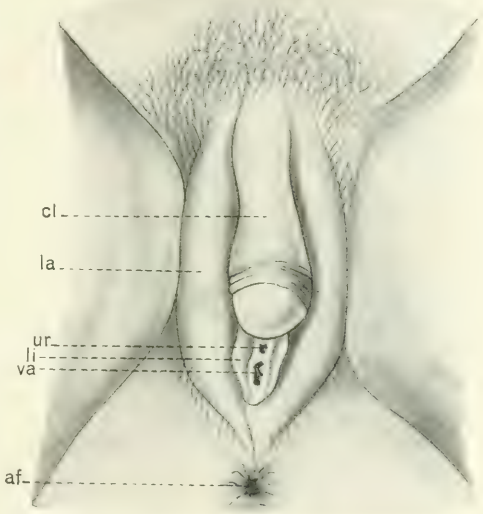


Fig. 724. Weibliches Genitale mit penisartig entwickelter Clitoris beim Menschen. (Nach Menge[106].) af After, cl Clitoris, la große Schamlippen, li kleine Schamlippen, ur Urethralöffnung, va Vaginalöffnung.

dann die vom männlichen Organismus auf den weiblichen wirkende Übertragungskraft das Geschaffene dem letzteren übermittelte.

Nun, diese Annahme einer primären Zwittrigkeit der Wirbeltiere, sie basiert in erster Linie auf einer noch viel weitergehenden Annäherung zwischen männlichem und weiblichem Genitalsystem. Eine solche zeigt sich zunächst noch rein äußerlich in dem Auftreten von scrotumartigen Bildungen bei gewissen Säugetierweibchen. Ganz allgemein finden wir embryonal die Scrotalanlage der männlichen Säugetiere bei den Weibchen in der Anlage von Schamlippen wieder, wobei nicht selten, bei Affen beispielsweise, die Stärke dieser Anlage in genauem Verhältnis zur Ausbildungshöhe des Hodensackes steht[107]. Zumeist erscheint diese Anlage in ihrem Hervortreten am weiblichen Körper stark gehemmt, wenn nicht sehr bald ganz zurückgedrängt, zuweilen aber gewinnt auch sie einen ganz präzisen äußeren Ausdruck. Bei Mycetes-Weibchen sind die großen Schamlippen derart zu halbkugeligen, von Fettgewebe erfüllten Hautwülsten aufgetrieben (Fig. 719B), daß sie eine frappante Ähnlichkeit mit dem männlichen Scrotum erhalten, ein Anschein, den die runzelige Oberflächenbeschaffenheit nicht wenig verstärkt. Und noch deutlicher treten solche scrotumartige Bildungen dann hervor, wenn in Zusammenhang mit der extremen Entwicklung der Clitoris die weibliche Geschlechtsöffnung ihre ursprüngliche Lagebeziehung einbüßt und jene Bildungen gewissermaßen isoliert werden. Dann bleiben bei Cryptoprocta (Fig. 721) wirkliche Scrotumbildungen in Form zweier rundlicher, mit langen Haaren besetzter Erhebungen zurück[108], dann finden sich bei Hyaena crocuta (Fig. 722, 723) genau an der gleichen Stelle des Perineums, wo beim Männchen der Hodensack gelegen ist, zwei wulstförmige, mit zarten lichtbraunen Haaren bedeckte Vorwölbungen, die in ihrer Form wie auch in eben dieser Behaarung so vollständig dem männlichen Scrotum gleichen, daß eine Unterscheidung der Geschlechter danach ebensowenig möglich ist wie nach der Form von Penis und Clitoris. Nur enthalten diese weiblichen Scrotalbildungen natürlich keine Geschlechtsdrüsen, sondern allein subkutanes Fettgewebe[109]. Solche Extreme müssen jeden Versuch einer Konstruktion zwittriger Urzustände (bei Affen und Raubtieren!) völlig absurd erscheinen lassen, wir haben hier wiederum für den weiblichen Körper vollständig bedeutungslose, ja sinnlose Bildungen vor uns, erklärbar einzig und allein aus der wirksamen Betätigung jener eigenartigen, vom anderen Geschlecht ausstrahlenden Übertragungskraft.

Eine solche macht sich bemerkbar in einem Letzten, Äußersten. Nicht nur Bestandteile des äußeren Genitalapparates können von einem Geschlecht auf das andere übergehen, auch Teile der inneren Geschlechtswege können diesem Prozesse sich unterwerfen. Wiederum bei den Säugetieren, nur daß diesmal umgekehrt die Übertragung vom weiblichen Organismus auf den männlichen erfolgt. Die Geschlechtswege der weiblichen Säugetiere leiten sich ab von den sog. Müllerschen Gängen, die sich sondern in Eileiter, Uterus und Vagina. Im männlichen Geschlecht werden die Leitungswege gebildet durch Teile der Urniere, die sich zu Nebenhoden und Samenleiter umdifferenzieren. Spezifische Geschlechtswege vom Werte Müllerscher Gänge haben also mit der Ableitung

der männlichen Geschlechtsprodukte gar nichts zu tun, und doch treten auch solche auf[110]. Zwar gewißlich nicht immer, man findet nichts von ihnen bei den Beuteltieren, den Edentaten, vielen Nagern, wie Mus, Sciurus, Hystrix, Hydrochoerus etwa. Bei anderen aber — dahin gehören die Insektenfresser, viele

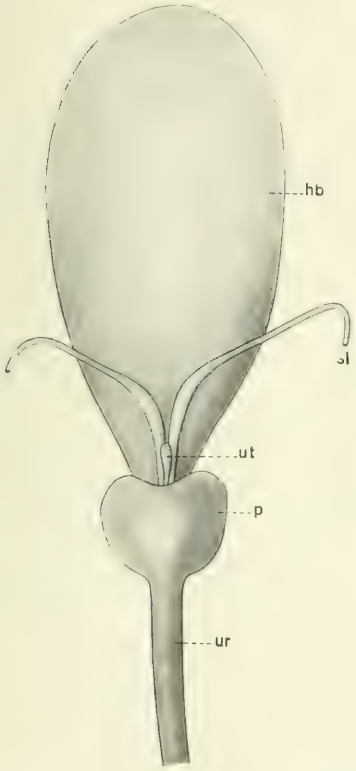


Fig. 725.

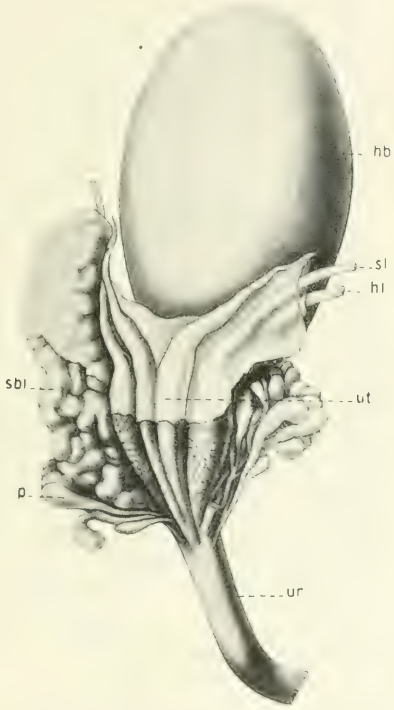


Fig. 726.

Fig. 725. Männlicher Genitalapparat des Haushundes. (Nach E. H. Weber[110].) hb Harnblase, p Prostatadrüse, sl Samenleiter, ur Urogenitalkanal, ut Sinus prostaticus.

Fig. 726. Genitalapparat eines männlichen Bibers. (Nach E. H. Weber[110].) hb Harnblase, hl Harnleiter, p Prostatadrüsen, sbl Samenblasen (rechts abgeschnitten), sl Samenleiter, ur Urogenitalkanal, ut Uterus masculinus.

Raubtiere, die Affen — da läßt sich am inneren Ende des Urogenitalkanals eine kleine Aushöhlung feststellen, welche durch eine besondere Öffnung in diesen Urogenitalkanal einmündet. Sie ist seit langem als Vesicula prostatica oder Sinus prostaticus bekannt und stellt nichts anderes dar als ein Rudiment der

Müllerschen Gänge in Form der weiblichen Geschlechtswege, der Vagina und des Uterus (Fig. 725). Wie sehr diese Blase wirklich den genannten Teilen entspricht, das ergibt sich aus ihrem Verhalten bei wieder anderen Säugetieren. Es wächst beim Biber (Castor fiber) diese nämliche Blase in ein zweigeteiltes, mit seinen beiden lang ausgezogenen Zipfeln spitz endendes Gebilde aus (Fig. 726), das nun in allem durchaus dem zweihörnigen Uterus des weiblichen Bibers gleicht, weshalb man ihm jetzt auch den Namen eines Uterus masculinus zu geben pflegt. Beim Eber, beim Auerochsen hat man einen ebensolchen zweihörnigen Uterus masculinus feststellen können.

Im allgemeinen läßt sich hinsichtlich des Auftretens des Uterus masculinus sagen, daß er nicht so konstant und in so gleichmäßiger Ausbildung vom Männchen übernommen worden ist, wie etwa der Penis in Form der Clitoris vom Weibchen. Sein Auftreten ist stets ein schwankendes. Das gilt für den Umkreis nahe verwandter Formen wie auch für ein und dieselbe Säugetierart. Bei dem altweltlichen Biber (Castor fiber) erscheint er als das beschriebene voluminöse Organ, bei Castor canadensis fehlt jegliche Spur von ihm[111]. Bei Wiederkäuern kann ein Uterus masculinus ganz fehlen, in der Mehrzahl der Fälle stellt er ein winziges isoliertes Bläschen dar[112] und dann wieder kann er voll ausgebildet sein. Im besonderen beim Ziegenbock etwa fehlt ein Uterus masculinus wohl der Hälfte aller Individuen, bei anderen ist er ein kleines längliches Bläschen und wieder bei anderen erscheint er als typischer zweihörniger Uterus[113]. Gleichermaßen lassen sich bei Phocaena communis alle Übergänge von ganz schwacher Ausbildung bis zum typischen Uterus bicornis nachweisen[114]. Und das gilt auch vom Menschen[115]. Zumeist zeigt sich diese Bildung beim Manne als kleine längliche Blase, eben als typische Vesicula prostatica, dann aber kann gelegentlich diese Blase zu einem wahrhaften Uterus von beträchtlicher Länge auswachsen, kann insgesamt bis zu zwölf Zentimeter lang werden. Als solcher männlicher Uterus sitzt das Ganze dem inneren Ende des Urogenitalkanals auf (Fig. 727 A) und wiederholt buchstäblich alle Teile des weiblichen Genitaltraktus, soweit sie auf Umbildungen der Müllerschen Gänge beruhen. Da haben wir zunächst einen mittleren einheitlichen Uteruskörper, derselbe zieht sich nach vorn hin in zwei Zipfel aus und diese enden schließlich in spitz zulaufenden fadenförmigen Eileitern (Fig. 727 A), an denen man zuweilen sogar Ostium und Fimbrien feststellen konnte. Distalwärts zeigt der Uteruskörper einen wohl entwickelten Cervix uteri, in dem sogar die typischen Plicae palmatae und Uterindrüsen des weiblichen Uterus nachweisbar sind (Fig. 727 B), und daran schließt sich als deutlich geschiedener Abschnitt auch noch eine Vagina an. So daß also tatsächlich der gesamte weibliche Genitaltraktus mit allen seinen Einzelheiten sich am männlichen Körper offenbaren kann, wohlgemerkt neben einem voll ausgebildeten männlichen Geschlechtsapparat, der innerlich wie äußerlich völlig normal und funktionsfähig ist. Nur eine Hemmung erleidet zuweilen der männliche Geschlechtsapparat bei einer so hochgradigen Übertragung der weiblichen Organe, es führen die Hoden keinen vollkommenen Descensus aus, es unterbleibt also die Ausbildung des typischen Scrotums, es herrscht Cryptorchismus. Ein solcher

lag beispielsweise vor in den Fällen, auf denen die soeben gegebene Schilderung basiert, ein solcher ist auch bei anderen Säugern mit hoch entwickeltem Uterus masculinus, wie etwa beim Ziegenbock[113], beobachtet worden.

Kein zwingender Grund liegt dafür vor, in dem Auftreten dieses Uterus masculinus am Männchenkörper Anzeichen von Zwittertum zu erblicken, so wenig wie in der Herausbildung der Clitoris am Weibchenkörper. In seiner extremen Ausgestaltung erscheint der Uterus masculinus genau so gut als ein Resultat einer übermächtig gewordenen, die hemmenden Schranken durchbrechenden Übertragungskraft wie die vollen Brüste des Mannes oder wie die hypertrophische Clitoris des Weibes. Immerhin dürfen wir uns aber mit dieser einfachen Feststellung nicht begnügen, denn gewißlich ist es verständlich, wenn man, wie es bisher fast stets geschehen ist, in der Gegenwart der Geschlechtswege beider Geschlechter in demselben Wirbeltierindividuum einen offenbaren Hinweis auf die ursprüngliche Zwitternatur dieser Wirbeltiere gesehen hat. Es nötigt uns dies, das gesamte morphologische Problem der Geschlechtswege der Wirbeltiere aufzurollen.

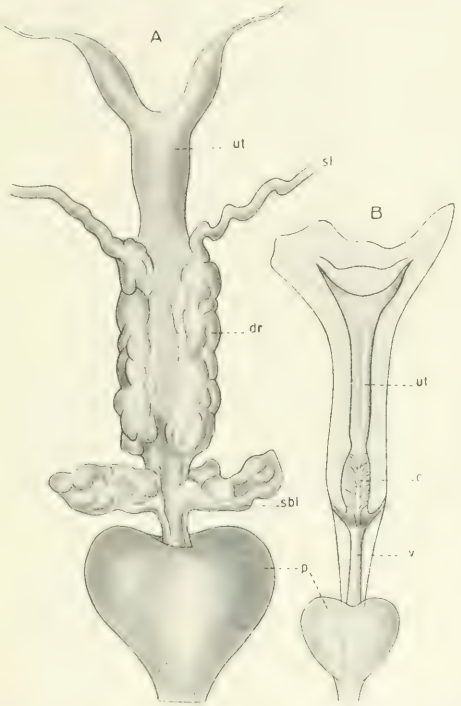


Fig. 727. Uterus masculinus beim Menschen: A eines jungen Mannes in Totalansicht, B eines zweiunddreißigjährigen Mannes im Längsschnitt. (A nach Langer, 1881[115], B nach Primrose[115].) c Cervix uteri, dr drüsig erweiterter Endabschnitt der Samenleiter, p Prostatadrüse, sbl Samenblasen, sl Samenleiter, ut Uterus masculinus, v Vagina masculina.

Bei Amphioxus begegnen wir überaus primitiven Verhältnissen: Platzen der Ovarial- und Körperwand läßt die Eier in den Peribranchialraum und von da nach außen gelangen, temporär sich ausbildende Öffnungen im Bereiche der Spermarien besorgen die Entleerung der Samenzellen in den gleichen Peribranchialraum[116]. Bei den Cyclostomen[117] sowie bei der Selachiergattung Laemargus[118] sind die Verhältnisse schon gefestigter, da finden sich konstante

Genitalporen vor, welche die zunächst in die Leibeshöhle entleerten Geschlechtsprodukte aus dieser Leibeshöhle nach außen führen. Eine dritte Stufe zeigen die weiblichen Vertreter einiger Knochenfischfamilien, vor allem der Salmoniden und Muraeniden. Da schließen sich an den unpaaren Genitalporus zwei Peritonealtrichter an, welche zunächst die in die Leibeshöhle gefallenen Eier aufnehmen und alsdann durch den Genitalporus hindurch nach außen leiten[119]. Von dieser Stufe aus scheiden sich zwei Entwicklungsrichtungen. Bei den übrigen Knochenfischweibchen sowie bei sämtlichen Männchen derselben verschmelzen die Peritonealtrichter völlig mit den zugehörigen Gonaden und bilden so unter Umgehung der Leibeshöhle Ableitungswege, die in kontinuierlichem Zusammenhang mit den Gonadenwänden stehen, Eileiter und Samenleiter[119]. Für alle anderen Wirbeltiere bleibt im weiblichen Geschlecht — eine Ausnahme macht nur noch das den Knochenfischen ähnlich sich verhaltende Weibchen des Ganoidfisches Lepidosteus — die Grundlage der Genitalwege die ursprüngliche Form der an die Genitalporen sich anschließenden Peritonealtrichter; diese gewinnen als Müllersche Gänge eine beträchtliche Weiterentwicklung, münden vorn mit einer wimpernden Öffnung, dem Ostium, in die Leibeshöhle und führen hinten durch die Geschlechtsöffnungen nach außen. Sie übernehmen die Weiterleitung der in die Leibeshöhle ausgestoßenen Eier. So ist es bei den Haifischen und den Ganoiden, bei Amphibien, Sauropsiden und Säugetieren. Im männlichen Geschlecht dieser nämlichen Wirbeltiergruppen werden die ursprünglichen Geschlechtswege der Peritonealtrichter völlig funktionslos, ihre Aufgaben werden — mit wenigen Ausnahmen bei Ganoiden — übernommen von Kanälchen und Ausführgang (Wolffschem Gang) der Urniere, also eines Exkretionsorgans, das bei den niederen Typen nebenher noch als solches funktioniert, bei den höheren Sauropsiden und Säugetieren dagegen nur als Geschlechtsgang (Nebenhoden und Vas deferens) erhalten bleibt*).

Bestehen diese Ableitungen und Homologien zu recht — es herrscht eine Fülle von Meinungsverschiedenheiten über die obigen Aussagen —, so ist es leicht, ein volles Verständnis für alles Vorhergehende zu gewinnen. Um zunächst nochmals zusammenzufassen: die Geschlechtswege der Knochenfische sind in beiden Geschlechtern homolog als ursprüngliche Peritonealtrichter, diese Geschlechtswege sind weiter homolog den weiblichen Geschlechtsgängen der Haifische, Ganoiden, Amphibien, Sauropsiden und Säugetiere, also kurz gesagt, den Müllerschen Gängen; sie sind nicht homolog den männlichen Geschlechtswegen der genannten Formen, wo sie eben ersetzt werden durch Teile der Urniere[120]. Worauf nun in erster Linie immer wieder die Auffassung eines primären Zwittertums der Wirbeltiere basiert ist, das ist die Erscheinung, daß im männlichen

*) Es lohnt sich wohl an dieser Stelle der Hinweis, daß wir bei einer niederen Gruppe wirbelloser Tiere, nämlich bei den Ringelwürmern, in deren Organisation ja zweifellos primitive Grundlagen des Wirbeltierkörpers enthalten sind, daß wir bei diesen Ringelwürmern eine ganz ähnliche Stufenfolge in der Herausbildung sexueller Leitungswege feststellen können. Platzen der Körperwand als primitivster Modus, Auftreten von Genitalporen, Herausbildung eines Peritonealtrichters zum Genitaltrichter, nachträgliche Inanspruchnahme nephridialer Gänge, alles das findet sich auch da.

Geschlecht in mehr oder weniger deutlich ausgeprägter Form Reste der Müllerschen Gänge, also der spezifisch weiblichen Leitungswege auftreten, daß ferner umgekehrt im weiblichen Geschlecht Reste der spezifisch männlichen Geschlechtswege sich erhalten. Es gilt das ganz besonders für die Säugetiere, wo die Reste der Müllerschen Gänge eben als Uterus masculinus bez. Vagina masculina uns entgegentreten, wo die Reste der männlichen Leitungswege im weiblichen Körper in Form von Kanälchen (Gärtnerschen Gängen), Epithelschläuchen und Strängen (Parovarium, Epoophoron) sich bemerkbar machen[121]. Betrachten wir aber das alles vom Standpunkte der obigen Ausführungen aus, nun so ist dann, wenn wir im männlichen Geschlecht Reste der Müllerschen Gänge antreffen, das dadurch zu erklären, daß eben Reste der ursprünglichen Genitalwege, wie sie die Müllerschen Gänge als ehemalige Peritonealtrichter in beiden Geschlechtern darstellen, sich neben dem aus der Urniere hervorgehenden sekundären Ableitungssystem noch erhalten haben. Und wenn im weiblichen Geschlecht Spuren dieser spezifisch männlichen Geschlechtswege sich finden, nun, dann sind das nicht Bestandteile eines männlichen Genitalapparates ursprünglicher Zwitterorganisation, sondern es sind eben Reste des Exkretionssystems der Urniere, welches natürlich seiner Anlage nach primär den Weibchen ebensogut zukommt wie den Männchen[122]. Alles aber, was im besonderen an diesen Überresten in der spezifischen Gestaltung des entgegengesetzten Geschlechts auftritt, das ist zurückzuführen auf die starke Einwirkung jener Übertragungskraft. Sie vermag die zu gänzlicher Funktionslosigkeit bestimmten Reste neu zu beleben und an ihnen Weiterbildungen anzuregen, die in genauester Korrelation zu den entsprechenden Gestaltungsvorgängen am funktionierenden Organ des Geschlechtspartners stehen. Nirgends tritt das klarer und deutlicher hervor als an dem oben so ausführlich besprochenen Fall des Uterus masculinus der männlichen Säugetiere. Denn das wird doch sicherlich auch dann, wenn jemand noch so sehr an der ursprünglichen Zwitternatur der Wirbeltiere festhalten möchte, wohl kaum behauptet werden können, daß die Säugetiere zu der Zeit, als ihre spezifischen Uterusformen sich herauszubilden begannen, noch als Zwittertiere funktionierten. Und doch würde das bei einer solchen Auffassung im Hinblick auf die oben aufgezählten Einzelheiten der Übereinstimmungen von männlichem und weiblichem Uterus, bez. Vagina unbedingt gefordert werden müssen, es müßten dann selbst die primitivsten Menschenformen noch Zwitter gewesen sein. Da bleibt wirklich nichts anderes übrig als die Annahme einer von Geschlecht zu Geschlecht wirksamen Übertragungskraft. Zumal ja auch die in diesen Fragen allein wirklich entscheidend zu wertenden Zustände zwittriger Gonaden bei Wirbeltieren außerordentlich spärlich anzutreffen sind. Wenn hier im Bereiche der Geschlechtsdrüsen Zwitterzustände normalen Charakters auftreten, so handelt es sich entweder um solche Formen, die eine förmliche Ausnahme bilden, wie etwa Myxine und einzelne Knochenfische hoch spezialisierten Gepräges (vergl. S. 55), oder aber um solche, bei denen die Entscheidung über Gonochorismus oder Hermaphroditismus noch eine schwankende ist, wie bei Fröschen und Kröten (vergl. S. 56f.). Niemals aber zeigt sich derartiges mehr bei

höheren Wirbeltiertypen, da ist durchaus eindeutig, ganz wie auch bei der überwältigenden Mehrzahl der niederen Typen, die Entscheidung von vornherein zugunsten der Getrenntgeschlechtlichkeit getroffen.

Es steht also der Körper der Wirbeltiere, insbesondere der ihrer höheren Typen, unter der ständigen Spannung der nach äußerem Ausdruck strebenden latenten Merkmale des konträren Geschlechts, und die auffallenden Ergebnisse der aus neuerer Zeit stammenden Versuche über Kastration und Gonadentransplantation bei Säugetieren mögen darin wohl ihre nächstliegende Erklärung finden. Unter wirbellosen Tieren zeigen sich nur wenige dem vergleichbare Fälle. Es mag aus solchen Zusammenhängen heraus vielleicht verständlich werden, wenn bei einigen prosobranchiaten Schnecken, bei Pontiothauma mirabile beispielsweise[123], die Weibchen einen rudimentären Penis an der gleichen Stelle tragen wie die Männchen, nämlich hinter und unter dem rechten Tentakel. Bis ins einzelne hinein lassen sich Parallelen ziehen zwischen Wirbeltieren und einzelnen Krebstieren, im besonderen aus der Familie der Astaciden. Zunächst hinsichtlich des eigentlichen Genitalapparates[124]. Während da normalerweise im männlichen Geschlecht die Geschlechtsöffnungen an der Basis des fünften Beinpaares, im weiblichen Geschlecht an der Basis des dritten Beinpaares gelegen sind, finden sich an den Geschlechtern von Astacus fluviatilis und Nephrops norvegicus gar nicht so selten in sehr wechselndem Verhältnis von Zahl und Lage überzählige Geschlechtsöffnungen, die zum mindesten teilweise mit denen des entgegengesetzten Geschlechts übereinstimmen. Und das hat sich dann bei dem Parastacus Brasiliens zu einem konstanten Verhältnis entwickelt, derart, daß alle Individuen stets gleichzeitig Geschlechtsöffnungen am dritten und fünften Beinpaar aufweisen, von diesen aber dann jeweils nur die dem einen wirklichen Geschlecht entsprechenden Öffnungen als Ausfuhröffnungen dienlich sind. Die akzessorischen Geschlechtsporen sind also, so müssen wir schließen, wechselweise vom einen Geschlecht auf das andere übertragen worden. Bei einem anderen Krebstier, bei Pagurus deformis, hat eine solche Übertragung nur von dem weiblichen auf das männliche Geschlecht stattgefunden, das heißt, wohl zeigen die Männchen stets akzessorische weibliche, aber niemals umgekehrt die weiblichen Tiere männliche Genitalporen.

Noch stärkeren Ausdruck kann dieser Übertragungsprozeß gewinnen in der Gestaltung der vordersten Abdominalbeine weiblicher Flußkrebse[125]. Dieselben sind in der Regel rudimentär, sie fehlen ganz oder bestehen nur aus einem kleinen Protopoditen, der einen winzigen gegliederten Endfaden trägt (Fig. 728A). Da können diese gleichen Abdominalbeine aber dann zu abgeplatteten, löffelförmig eingedrückten Anhängseln werden (Fig. 728B), und das bedeutet nichts anderes als eine erste Annäherung an die Gestalt des vordersten männlichen Abdominalbeines, welches, wie wir aus früherem (vergl. S. 158ff.) wissen, zu einem Samenüberträger umgestaltet ist. Es kann sich diese Annäherung noch weiter vervollkommnen, sie führt schließlich zu einer fast vollständigen Wiederholung (Fig. 728C) jenes männlichen Gebildes (Fig. 728D). Der starre Stab mit seinen zu einer Halbröhre eingerollten Rändern ist völlig klar ausgeprägt, nur die Dimen-

sionen sind etwas geringere. Das ganze Gebilde ist hier am weiblichen Körper völlig nutzlos, es findet sich an Tieren rein weiblichen Gepräges und rein weiblichen Geschlechtsgebahrens; es könnte auch schon deshalb nicht funktionieren, weil entsprechende Umbildungen an den Extremitäten des zweiten Abdominalsegmentes, deren Mitwirkung für die sinngemäße Handhabung des ganzen Apparates unbedingt erforderlich ist, niemals sich finden. Wenn die Übertragungskraft am zweiten Abdominalextremitätenpaar sich nicht durchzusetzen vermochte, so hängt das offenbar damit zusammen, daß dieses Paar beim Weibchen eine besondere spezifisch weibliche Funktion übernommen hat, nämlich mitzuhelfen beim Tragen der Eiermassen, und diese positive Aufgabe verhindert die Manifestierung jener nutzlosen fremden Eigenschaften. Ein solches Hindernis ist am ersten Extremitätenpaar, das niemals zum Eiertragen verwendet wird, nicht vorhanden, hier konnten die wirksam werdenden Übertragungskräfte die gleichen sinnlosen Zustände schaffen wie in der Clitoris der Reptilien und Säugetiere.

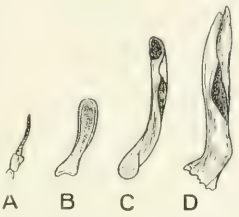


Fig. 728. Die vordersten Abdominalfüße des Flußkrebses: A normale weibliche Form, B und C anormale weibliche Formen von männlichem Typus, D normale männliche Form. (Nach Bergendal, 1888[125].)

24. Kapitel

Herkunft und Ausbildung peripherer Geschlechtsmerkmale

Geschlechtsmerkmale und Artmerkmale. Darwins geschlechtliche Zuchtwahllehre. Ihre Anwendung auf die Entstehung sexueller Waffen, auf die Herausbildung sexueller Erregungsorgane. Abweichende Deutungsversuche dieser letzteren. Das Weibchen als auswählender Faktor bei der sexuellen Selektion, das vorliegende Beobachtungsmaterial. Bewußte und unbewußte Auslese. Grenzen des Wirkungsbereiches der sexuellen Zuchtwahl. — Wirkung der Gonaden auf den Körper des Gametocytenträgers, dessen völlige sexuelle Durchdringung. Spezifischer sexueller Dimorphismus im Aufbau innerer Organe und Gewebe. Gegensatz des Kräfteverbrauchs im männlichen und weiblichen Körper. Kräfteüberschuß der Männchen, Betätigung seiner freien Energien in der Produktion von Pigmenten bei Fischen, Reptilien, Amphibien, bei Vögeln, in der Produktion von Körperanhängen bei Käfern und Knochenfischen. Die Wallaceschen Vorstellungen von dem Wirkungsbereich überschüssiger innerer Kräfte. Umwertung konstitutionell bedingter sexueller Eigenschaften zu Geschlechtserkennungsmerkmalen, zu Erregungs- und Bewerbungsorganen. Das Beispiel der Knochenfische. Beispiele aus der Naturgeschichte des Menschen: Sexuelle Wirksamkeit der weichen runden, durch stärkeren Fettansatz bedingten Formen des weiblichen Körpers (Steatopygie), der Kleinheit des Fußes (insbesondere der Chinesinnen), der Länge des Haupthaares. Die weiblichen Brüste als sexuelle Nährorgane und als ornamentale Erregungsorgane. Die Deutung der Kopfanhänge der Männchen der Lamellicornier. Ornamentale Erregungsorgane und Bewerbungsvorgang. Schwierigkeiten der Problemlösung.

In möglichst weiter Erfassung sollte der Inhalt dieses Buches tierische Formbildung in der besonderen Art sexueller Differenzierung vorführen. Wir werden in einem Schlußkapitel versuchen müssen, uns über die Gesetze und Regeln klar zu werden, nach denen sich die Herausbildung sexueller Merkmale vollzieht.

Für zahlreiche dieser Merkmale dürfen wir von vornherein annehmen, daß ihr Entstehen den gleichen Gesetzen unterworfen ist, die ganz allgemein an Artmerkmalen festzustellen sind. Das Besondere ist nur, daß in ihnen in der Regel nicht die Gesamtheit der Artgenossen von der Wirksamkeit dieses oder jenes fördernden und umbildenden Prinzips betroffen wird, sondern jeweils nur der eine oder der andere Geschlechterkomplex, da eben ein Geschlechtsmerkmal nur in Beziehung zur Gegenwart einer bestimmten Geschlechtsdrüse sinngemäße Verwendung finden kann. Einzig und allein die Zwittertiere machen davon eine Ausnahme, aber selbst da läßt jeglicher Sexualcharakter, wenn er auch bei allen Individuen einer Art auftritt, niemals die besonderen Beziehungen zu dem

einen Geschlecht des Zwitterorganismus vermissen. Abgesehen von der Geschlechtsbeschränkung wird aber im übrigen ein Sexualcharakter für seinen Träger die gleiche Bedeutung besitzen wie alle anderen Körpermerkmale, insofern ein solcher Charakter für seinen Träger zur vollen Erfüllung bestimmter Funktionen, in diesem Falle der Geschlechtsfunktionen, ebenso unerläßlich notwendig ist wie jedes andere Organ. Erst die Befähigung des Individuums zur möglichst vollkommenen Erfüllung aller Funktionen seines Körpers macht es zu einem vollwertigen Angehörigen seiner Art, und damit wird Ausbildung und Vervollkommnung der zur Erfüllung der Geschlechtsfunktionen dienenden Organe und Merkmale für die Art als solche, für ihre Erhaltung und Erstarkung, ebenso wichtig und bedeutsam wie die Vervollkommnung eines beliebigen anderen Organs. Und alles das, was die allgemeinen Entwicklungstheorien, vor allem Lamarckismus und Darwinismus, über die Entstehung von Artmerkmalen aussagen, das läßt sich auch auf die Mehrzahl der Geschlechtsmerkmale anwenden. Es kann nicht meine Aufgabe sein, diese Prinzipien, die weit über das hier gestellte Thema hinausführen, des näheren zu erörtern, ich muß mich mit einem Hinweise auf die Werke begnügen, welche sich die Analyse dieser Theorien zur besonderen Aufgabe gemacht haben[1]. Nur ein einziger Problemkomplex allgemeinster Art ist so eng mit unserem spezielleren Thema verknüpft, daß er eine ausführlichere Darlegung erfordert, daß ist der Kreis der Fragen, der sich um Darwins Lehre von der geschlechtslichen Zuchtwahl gruppiert.

Ich lasse am besten zunächst Darwin selbst sprechen[2]. Er drückt sich folgendermaßen aus: „In derselben Art und Weise, wie der Mensch die Rasse seiner Kampfhähne durch die Zuchtwahl derjenigen Vögel verbessern kann, welche in den Hahnenkämpfen siegreich sind, so haben auch, wie es den Anschein hat, die stärksten und siegreichsten Männchen oder diejenigen, welche mit den besten Waffen versehen sind, im Naturzustande den Sieg davongetragen und haben zur Verbesserung der natürlichen Rasse oder Spezies geführt." Und weiterhin: „In derselben Weise wie der Mensch je nach seiner Ansicht von Geschmack seinem männlichen Geflügel Schönheit geben oder, richtiger ausgedrückt, die ursprünglich von der elterlichen Spezies erlangte Schönheit modifizieren kann, so haben auch allem Anscheine nach im Naturzustande die weiblichen Vögel die Schönheit oder andere anziehende Eigenschaften ihrer Männchen dadurch erhöht, daß sie lange Zeit hindurch die anziehenden Männchen sich erwählt haben."

In diesen Zitaten heben sich klar die beiden Merkmalgruppen heraus, auf welche Darwin seine geschlechtliche Zuchtwahltheorie angewendet wissen will, auf die sexuellen Waffen und auf die Erregungsorgane. Die auf Weiterbildung und Umbildung sexueller Waffen gerichteten Prinzipien der sexuellen Zuchtwahl kommen denen der natürlichen Zuchtwahl so nahe, daß jedermann, der diese letzteren anerkennt, wohl auch jenen zustimmen muß. Hier spielen sich ja die Tatsachen des Kämpfens im handgreiflichsten Sinne des Wortes ab. Man lese darüber zur Ergänzung des Inhaltes unseres achtzehnten Kapitels nur die ausführlichen Schilderungen nach, welche Darwin darüber von Fischen, Reptilien, Vögeln und Säugetieren gegeben hat[3]. Und stets werden die im Kampfe

um die Weibchen siegreichen Männchen am ehesten in die Möglichkeit versetzt sein, durch den Vollzug der Begattung ihre Wesensart fortzupflanzen und damit ihre guten, nach Vervollkommnung strebenden Eigenschaften in Nachkommen zu erhalten, zu festigen und zu stärken.

Sehr viel größere Schwierigkeiten bereitet die Anwendung der Zuchtwahllehre auf die sexuellen Erregungsorgane. Deren Gebrauch und Wirkung beruht in so hohem Maße auf schwer der exakten Analyse zugänglichen psychischen Vorgängen, daß die Deutungen vielfach Unsicherheiten in sich einschließen müssen. Kaum möglich zu bezweifeln scheint es, daß die im vierzehnten bis siebzehnten Kapitel geschilderten Organe und Einrichtungen nach allem, was dort über ihre Betätigung vorgebracht werden konnte, wirklich einer Hervorrufung und Steigerung sexueller Erregung dienen. Immerhin sind auch solche Zweifel schon ausgesprochen worden, im besonderen hinsichtlich der ornamentalen Sexualcharaktere, um die überhaupt sich die Diskussion in erster Linie dreht. Lameere[4] sieht in den bunten leuchtenden Farben, wie sie so viele männliche Schmetterlinge und Vögel tragen, mehr ein Mittel, Feinde zu täuschen, sie in schwirrendem Fluge durch plötzliches Aufleuchten im Sonnenschein zu blenden, über den augenblicklichen Ort des Verweilens irrezuführen, ähnlich wie es in so ausgesprochenem Maße tatsächlich die mit roten oder blauen Unterflügeln ausgestatteten Heuschrecken zu tun vermögen. Nun aber gar die Erklärung des so augenfälligen Prunkens der Vogelmännchen mit ihren Schmuckfedern vor den Weibchen, die Erklärung ihrer Gesangesdarbietungen in Gegenwart der Weibchen. Ableugnen läßt sich die Tatsächlichkeit dieser Handlungen nicht, Lameere sieht aber in ihnen — Schreckmittel. Der vor seinem Weibchen paradierende Pfauhahn will das Weibchen durch seine imponierende Haltung einschüchtern und es so mit Gewalt seinen Wünschen fügsam machen; das Erzittern und Sträuben der Federn ist förmlich ein Erzittern der Wut. Der Gesang der Singvögel soll in erster Linie ein — Abschreckungsmittel sein, jetzt freilich wenigstens nicht auf die Weibchen berechnet, sondern wirksam für das Ohr räuberischer Fleischfresser, vor allem der Raubsäugetiere, welche durch die lauten Töne eingeschüchtert würden. Ich denke, jedermann sonst wird wohl ziemlich davon überzeugt sein, daß der singende Vogel sich eher seinen Feinden verrät. In einer wenigstens etwas plausibleren Form sind ähnliche Gedankengänge verwertet worden durch Guenther[5]. Für ihn dient all der mannigfache Aufputz der Männchen in erster Linie zur Abwehr des Nebenbuhlers, insofern er mithilft, durch seine Entfaltung die eigene Gestalt des Trägers zu heben, größer und gewaltiger erscheinen zu lassen, so den Anschein des Stärkeren zu erwecken und damit von vornherein den Gegner abzuschrecken und kampflos aus dem Felde zu schlagen. Nun, ein Aufrichten oder Sträuben des Gefieders, der Haare läßt sich aus Anlaß sehr verschiedenartiger Affekte auch an nicht besonders ausgezeichneten Vogel- und Säugetiermännchen leicht beobachten, es ist selbstverständlich, daß auch alle die mannigfachen männlichen Sondergebilde der Wirkung solcher Affekte in gleichem Maße unterworfen sind und dann den gleichen Entfaltungszustand darbieten wie im Augenblicke der Werbung. Diese

ihre primäre Bedeutung für die Werbung wird dadurch aber in keiner Weise aufgehoben. Der gleiche Standpunkt, wie ihn Guenther einnimmt, wird vertreten durch Braun[6], der in den Kontrastfarben, wie sie so häufig an Kopf und Brust unserer Singvogelmännchen auftreten, Mittel einer Herausforderung des Nebenbuhlers zu Kampf und Wettbewerb erblickt. Gleichen Sinn besitzt für ihn dann auch der Gesang der Vögel. Am sonderbarsten, ja förmlich absurd muten die Meinungen Stolzmanns[7] an. Für ihn sind alle die ornamentalen Auszeichnungen der Vogelmännchen nichts anderes als Werkzeuge zur — Vernichtung ihrer Träger. Ein Überschuß von Männchen ist schädlich für die Art, solche überschüssige Individuen schalten als Zölibatmännchen aus der Forterhaltung der Art aus, sind überflüssige Artgenossen, förmlich Schmarotzer der Art. Ihr unbefriedigter Sexualtrieb wird sie ständig zu einer Belästigung der ihrer Fortpflanzungstätigkeit obliegenden Weibchen verführen, es muß daher die Natur danach streben, sie unschädlich zu machen oder gar auszumerzen. Und dazu helfen nun ihr Farbenkleid, ihre Ornamente mit. Die bunten Farben werden sie den Weibchen auf weithin sichtbar machen, diesen somit die Möglichkeit bieten, sich rechtzeitig den geplanten Nachstellungen zu entziehen. Ja noch mehr, die gleichen bunten Farben stehen direkt im Dienst der Arterhaltung durch — Vernichtung von Artgenossen, sie leiten die Augen von Feinden, vor allem der Raubvögel, auf ihre Träger und sorgen für deren leichtere und gründliche Elimination. Dem gleichen Zweck dienen die langen Prunkfedern so vieler Vogelmännchen, sie erschweren ihren Flug und stellen sie so ungünstiger bei der Flucht vor Feinden, bei dem Nahrungserwerb, fördern also wiederum die Elimination. Tanzspiel und Gesang der Vogelmännchen sollen in erster Linie ihrer eigenen Zerstreuung dienen, um sie von den brütenden Weibchen abzulenken, wiederum also letztere vor ihnen schützen. Und diesem Zweck dienen soll endlich auch die unscheinbare Schutzfärbung so vieler Vogelweibchen, sie soll sie entziehen den suchenden Blicken der Zölibatmännchen, ihrer „ennemis les plus redoutables". Einer eingehenderen Widerlegung bedürfen solche Meinungen sicherlich nicht.

Die spezifische Wirkung der sexuellen Erregungsorgane im Sinne ihrer Benennung mag also als unbestritten gelten, ein anderes aber ist es, ob sie derart wirken, daß sie zu einer sexuellen Zuchtwahl führen, wie sie Darwin definiert hat. Eine Zuchtwahl kann nur zustande kommen durch die Tätigkeit eines auswählenden Faktors, ein solcher ist bei der künstlichen Zuchtwahl der Züchter, bei der natürlichen Zuchtwahl der Kampf ums Dasein und jetzt bei der geschlechtlichen Zuchtwahl — das Weibchen. Nun, die Analyse einer auswählenden Tätigkeit von seiten der Weibchen begegnet ungemeinen Schwierigkeiten. Darwin selbst bejahte diese Tätigkeit durchaus. Er stellte namentlich hinsichtlich der Vögel in einem besonderen Kapitel (Kap. 14) seines oben zitierten Werkes alles zusammen, was er positives darüber erfahren konnte, und glaubte sich danach zu dem Schlusse berechtigt, „daß das Paaren der Vögel nicht dem Zufall überlassen ist, sondern daß diejenigen Männchen, welche in Folge ihrer verschiedenen Reize am besten im Stande sind, den Weibchen zu gefallen oder dieselben zu

reizen, unter gewöhnlichen Umständen von letzteren angenommen werden". Übermäßig überzeugend ist die Summe der Beispiele, die Darwin hier für die Vögel und späterhin noch für die Säugetiere glaubt heranziehen zu dürfen, nicht, und die wissenschaftliche Diskussion hat die ganze Frage bis auf den heutigen Tag eigentlich kaum wesentlich über deren Stand zur Zeit Darwins hinauszubringen vermocht. Mancherlei neue Tatsachen hat man gefunden, einer positiven Wertung wohl zugänglich, niemals zwingend zu einer solchen. Einige derselben mögen hier angeführt werden.

Bei den Springspinnen, den Attiden, deren überaus differenzierte Bewerbungsformen wir in einem früheren Kapitel (vergl. S. 452) ausführlich gewürdigt haben, läßt sich ganz handgreiflich feststellen, wie die Weibchen den vor ihnen sich zur Schau stellenden Männchen aufs aufmerksamste in ihren Bewegungen folgen, wie sie sich von einem Männchen angezogen, von einem anderen abgestoßen fühlen und wie sie danach ihre Wahl treffen[8]. Man sah ein besonders großes Männchen von Philaeus militaris eine besonders starke Anziehungskraft auf die Weibchen ausüben, die es stets zu mehreren bei seinen Vorführungen im Kreise umstanden; man sah, wie von zwei Männchenformen der Maevia vittata der ausgeprägtere Typus (mit tiefschwarzem Körper, weißen Beinen, metallisch glänzender Unterseite, dreifachem Haarschopf auf der Stirnfläche, Fig. 440C) stets dem rötlich und damit weibchenähnlich gefärbten Typus vorgezogen wurde.

Einiges Material liefern Insekten. Wenn sich die ballontragenden Männchen der Empis-Fliegen (vergl. S. 456) einem vorbeifliegenden Weibchen in den Weg drängen, so wählt dieses letztere nach einigem Zögern das Männchen, welches als Träger des umfangreichsten Ballons am stärksten im Sonnenschein hervorleuchtet, und läßt sich auf seinem Rücken nieder[9]. Hummelweibchen erwählten sich unter einer Anzahl zur Gesellschaft beigegebener Männchen die schönsten und am lebhaftesten gefärbten als Paarungsgenossen[10], Spinnerweibchen (von Orgyia antiqua und Bombyx quercus) wiesen in ausgesprochenster Form eine Anzahl von Männchen zurück und gingen schließlich mit einem ganz bestimmten die Paarung ein[11].

Und endlich die Vögel. Ein Silberfasanhahn, der zunächst Sieger in der Zuneigung der Hennen geblieben war, verlor sofort diese Stellung, als sein Federschmuck verdorben wurde, und ein Nebenbuhler gewann die Oberhand[12]. Eine Pfauhenne erging sich in den offenbarsten Äußerungen eklatantester Bewunderung eines Pfauhahnes[13]. Beobachtungen über die Bewerbungsvorgänge bei Regenpfeifern und Austernfischern ließen sich im Sinne einer aktiven Auswahl bestimmter Männchen von seiten der Weibchen wohl deuten[14]. Im experimentellen Versuch konnte man feststellen, daß das braungefärbte Weibchen eines Webervogels, des Sporaeginthus amandava, stets dem am lebhaftesten rot gefärbten Männchen den Vorzug gab, daß ein Hänflingweibchen sich stets das Männchen mit der rötesten Brust erwählte[15]. Von einem Tangarenpärchen (Piranga rubra) wurden nacheinander alle die Männchen abgeschossen, welche das Weibchen sich innerhalb einer Woche in steter Neuwahl als Ersatz für den immer von neuem entrissenen Gatten suchte. Das erste Männchen war ein ungewöhnlich

schön gefärbter Vogel, das fünfte ein ungewöhnlich unscheinbarer Vertreter seiner Art, während die dazwischen stehenden Genossen in ihrer Färbung eine ziemlich genau abgestufte Skala zwischen beiden Extremen darboten. Die Wahl des Weibchens fiel jeweils auf den ausgezeichnetsten Vertreter der vorhandenen männlichen Geschlechtspartner[16].

Anderes Beobachtungsmaterial freilich ließe sich in direktem Gegensinne verwerten. Die langlebigen Tagfalter, besonders überwinternde Falter unserer Zonen, schreiten häufig erst zur Paarung, wenn die Schönheit ihrer Flügelfärbung schon sehr beträchtlich gelitten hat[17], und noch einwandfreier trat bei Schmetterlingen die Indifferenz gegen das Farbkleid der Geschlechter hervor im Experiment. Männchen des nordamerikanischen Spinners Callosamia promethea, deren schwarze Flügelgrundfarbe durch scharlachroten oder grünen Anstrich von Grund aus verändert wurde, fanden trotz dieses so überaus fremdartigen Charakters williges Entgegenkommen bei den Weibchen und gelangten in der überwiegenden Mehrzahl zur Paarung[18]. Wenn eine sehr starke Farbenvariabilität bei einer Art auftritt, also Verhältnisse vorliegen, welche für eine Zuchtwahl die günstigsten Vorbedingungen liefern müßten, so hat man da nie etwas von irgendeiner Auswahl beim Zusammenfinden der Geschlechter beobachten können. Ein Schilfkäfer, die Donacia micans, variiert in beiden Geschlechtern vom tiefsten metallischen Rot über Orange, Gelb, Grün und Blau bis zum gesättigten, fast schwarzen Violett, aber alle diese so mannigfachen Farbenträger paarten sich bunt durcheinander ohne jegliche Auswahl gleich gefärbter Geschlechtsgenossen[19]. Ähnliches hat man von einem nordamerikanischen Käfer, der Hippodamia convergens, feststellen können, welche in der Fleckenzeichnung ihrer Flügeldecken eine nicht minder große Variationsbreite aufweist[20]. Um aber auch einen gegenteiligen Fall dieser Art anzuführen, bei einem saisondimorphen Falter aus Natal (Hypanis acheloia), der beim Übergang aus der Regenzeit- in die Trockenzeitform alle nur denkbaren Zwischenstufen von bleichcreamfarbener bis tiefschokoladebrauner Färbung seiner Flügelunterseite zeigt, gleichen stets die in Kopula gefangenen Pärchen einander aufs überraschendste[21].

Im Wirken einer geschlechtlichen Zuchtwahl bleibt also die aktive, bewußt ausgeübte Wahl von seiten der Weibchen nach wie vor ein unsicherer Faktor. Es fragt sich nun, ob eine solche bewußte Wahl überhaupt erforderlich ist, um geschlechtliche Zuchtwahl hervorzurufen. Wir haben in früheren Kapiteln ausführlich erörtert, wie alle die verschiedenen Bewerbungsformen der Männchen vor den Weibchen den Sinn haben, die Weibchen auf die Gegenwart des andersartigen Geschlechtsgenossen aufmerksam zu machen, die eigene männliche Geschlechtsbereitschaft, die eigene Geschlechtserregung ihnen anzuzeigen und im Gefolge davon diese nämliche Geschlechtserregung auf sie zu übertragen. Alle diese erstrebten Beeinflussungen werden um so schneller und um so wirksamer realisiert werden, je stärker die Mittel sind, deren sich die Männchen bedienen können. Das heißt nichts anderes, als daß die bestausgerüstesten Männchen die meisten Chancen haben, auf Weibchen in geschlechtserregendem Sinne einzuwirken, ihren Widerstand zu beseitigen und zum Endzweck der Paarung zu

gelangen. Es brauchen jetzt die Weibchen in keiner Weise mehr eine direkte bewußte Wahl auszuüben, sie ergeben sich ohne alle überlegende Auswahl unbewußt eben dem Männchen, welches den stärksten sexuellen Einfluß auszuüben vermag kraft seiner trefflichsten männlichen Eigenschaften. Und auch das ist natürlich eine Auswahl. Am klarsten findet sich der Gedanke einer solchen objektiven Auslese von seiten der Weibchen bei Groos[22] ausgesprochen, er ist auch von Darwin selbst schon angedeutet worden und er ist wohl am ehesten geeignet, einer Annahme der sexuellen Zuchtwahllehre die Wege zu ebnen[23]. Es kommt dann auch vor allem als völlig überflüssig in Wegfall die müssige, ständig in der Literatur diskutierte Frage, ob die Tiere einer „ästhetischen" Würdigung „schöner" Formen und Farben fähig seien oder nicht[24].

Erscheint also in dieser Form sexuelle Zuchtwahl sehr wohl als wirksames Prinzip möglich, so müssen aber dieser Wirksamkeit von vornherein die gleichen Grenzen zugewiesen werden, wie sie jeglicher Zuchtwahl zukommen, das heißt, sie vermag bereits vorhandene Eigenschaften zu fördern, innerhalb der jeweils gegebenen Variationsbreite bis zur höchsten Ausprägung zu führen, aber sie bleibt jenseits dieser Grenzen völlig wirkungslos. Sie kann kein neues Merkmal schaffen, sie kann nicht einmal bereits Vorhandenem etwas wirklich Neues außerhalb des durch die Variation Gegebenen hinzufügen. So wie für die Artmerkmale bleibt auch für die Geschlechtsmerkmale unbeeinflußbar durch Zuchtwahl der Ursprung der Eigenschaften, er stellt ein Problem für sich dar. Für die sexuellen Erregungsorgane liegt die Erörterung dieses Problemes wiederum im Bereiche unserer besonderen Aufgabe, während die Mehrzahl der übrigen Geschlechtsmerkmale auch hierin den gleichen, hier nicht diskutierbaren Gesetzen unterworfen ist, wie sie für Artmerkmale im allgemeinen Geltung haben.

Wir müssen ein wenig weiter ausholen. Wir hatten gesehen, wie der Körper des Gametocytenträgers zunächst gegenüber der Gegenwart seiner Gonade sich völlig indifferent verhält, so indifferent, daß nicht einmal eine bestimmte Gonadenform zu seinem fixierten Besitz wird, sondern er je nach Umständen bald männlich, bald weiblich, bald zwittrig sich zeigt. Ist der Besitz fixiert, haben Geschlechter mit einseitiger Geschlechtsbetätigung oder Zwitter sich herausgebildet, dann bedarf die Betätigung im Dienste der Gonaden besonderer körperlicher Einrichtungen zu stetig sich steigernder Vervollkommnung in der Sicherheit des Vollzugs der Leistungen. Und es bilden sich alle die mannigfachen Einrichtungen heraus, deren Analyse ja den größten Teil dieses Buches ausmacht. Aber die Wirkung der Gonaden geht noch weiter, sie erfüllen mit den Ausstrahlungen ihrer Gegenwart den ganzen sie tragenden und beherbergenden Körper und verleihen ihm in allen seinen Teilen ein spezifisches, für die jeweilige Gonade seines Besitzes charakteristisches Gepräge.

Wir können Verschiedenheiten auftreten sehen im Aufbau innerer nichtsexueller Organe der Geschlechter. Schon bei einer früheren Gelegenheit (S. 720) war einiges darüber zu sagen gewesen, die Aufzählung sei hier weiter fortgesetzt. Aus der allgemeinen Geschlechtsbetätigung heraus ist wenigstens teilweise noch zu verstehen, wenn bei der Honigbiene oder bei den Ameisen die einzelnen

Gehirnabschnitte sich im männlichen und weiblichen Geschlecht verschieden verhalten[25], wenn da die Sehlappen bei den Männchen groß, bei den Weibchen, bez. Arbeiterinnen klein sind, wenn umgekehrt das eigentliche Zentralorgan der geistigen Fähigkeiten, die pilzförmigen Körper, bei den eigentlichen Erhaltern des Gemeinwesens, bei Weibchen und Arbeiterinnen, stark, bei den untätigen Männchen dagegen nur schwach entwickelt sind (Fig. 729). Es bestehen aber gar keine Beziehungen zur Geschlechtsbetätigung mehr dann, wenn etwa bei einem Nemertinen, bei dem Amphiporus thompsoni, die Zahl der Rüsselnerven beim Weibchen zehn bis zwölf, beim Männchen zwölf bis achtzehn beträgt, bei ungefähr gleicher Rüssellänge in beiden Geschlechtern[26]; oder wenn

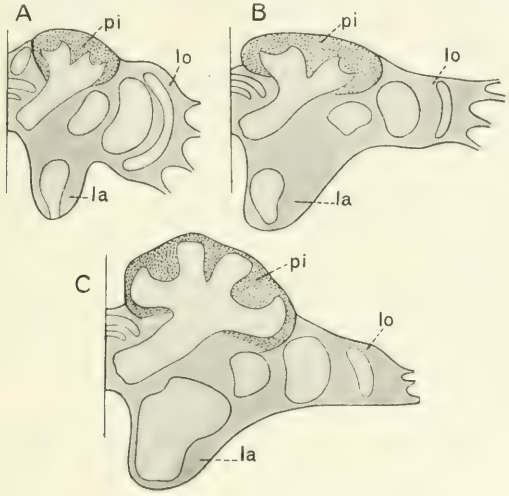


Fig. 729. Schematische Frontalschnitte durch die rechten Hälften des Gehirns eines Männchens (A), eines Weibchens (B) und eines Arbeiters (C) der Ameisen. (Nach Pietschker[25].) la Riechlappen, lo Sehlappen, pi pilzförmige Körper. Die Fibrillärmassen sind hell, die Ganglienzellenlagen dunkel, die pilzförmigen Körper punktiert gehalten.

bei einem Känguruh, dem Halmaturus rufus, die tubulösen Hautdrüsen beim Männchen ganz unvergleichlich viel stärker entwickelt sind als beim Weibchen und durch ihr gleichfalls verschiedenes Produkt, einen intensiv krapproten Farbstoff, eine Rotfärbung der Haut und Haare am männlichen Körper hervorrufen[27]. Die Beziehungen bestehen erst recht nicht mehr, wenn die Verschiedenheiten gar übergreifen auf die Stoffwechselorgane. Am auffallendsten werden diese Erscheinungen beleuchtet durch das Verhalten pflanzenfressender Insektenlarven[28]. Da hat sich — zunächst bei Schmetterlingsraupen, dann aber auch bei Käferlarven (Chrysomeliden) und Blattwespenlarven — herausgestellt, daß die männlichen und weiblichen Larven eine ganz verschieden gefärbte

Hämolymphe besitzen, die männlichen im allgemeinen eine farblose bis schwachgelbliche, die weiblichen eine intensiv goldgelbe oder grüne. Das hängt damit zusammen, daß bei den weiblichen Larven das im Darmtraktus gelöste Chlorophyll der Blätternahrung nur schwach verändert als Metachlorophyll zusammen mit den Xanthophyllen, den gelben Begleitstoffen des Chlorophylls, durch die Darmzellen hindurch in das Blut tritt, während bei den Männchen der Abbau des Chlorophylls weiter geht und nur die Xanthophylle in das Blut gelangen. Und das wieder kann nur seine Ursache haben in einer differenten Organisation der Darmzellen, welche in beiden Geschlechtern eine ganz verschiedene Verarbeitung des Chlorophylls durchführen. Da ferner die Hämolymphe alle Bestandteile für den Aufbau der Gewebe und Organe enthält und verbreitet, so ist es klar, daß dem männlichen und weiblichen Körper ganz verschiedene Baustoffe geliefert werden müssen, also der gesamte Körper in allen seinen Teilen von dieser Divergenz durchsetzt sein muß. Daß männliche und weibliche Hämolymphe der Insekten wirklich ganz verschiedenartig zusammengesetzte Flüssigkeiten repräsentieren, das geht klar aus ihren weiteren chemischen Reaktionen hervor. Mischt man beide Sorten von Hämolymphe, so tritt ein schlieren- oder klumpenförmiger Ausfall von Eiweißstoffen ein[28], es ist weiter die zersetzende Wirkung auf Wasserstoffsuperoxyd bei der im Körper weiblicher Schmetterlingspuppen enthaltenen Katalase viel intensiver als bei dem entsprechenden Ferment männlicher Körper, es wirkt die getrocknete Körpersubstanz männlicher Puppen stärker reduzierend auf Methylenblau durch Entfärben dieses Farbstoffes ein als die Substanz weiblicher Puppen[29]. Und es ist verständlich, wenn solche innere konstitutionelle Unterschiede schließlich bei Raupen auch zu äußerem Dimorphismus führen. Einen bekannten Fall dieser Art bietet Orgyia antiqua, wo die Raupen beider Geschlechter sich auffallend durch Größe, Farbe und Haarbüschel unterscheiden[30].

In vielem verhalten sich männlicher und weiblicher Körper physiologisch verschieden auch beim Menschen[31]. Wenn da so auffallende Kontraste in dem Fettansatz des Körpers beider Geschlechter auftreten, ein solcher beim Weibe viel stärker ist als beim Manne, so ist das doch zweifellos in letzter Instanz auf Verschiedenheiten des gesamten Stoffwechsels zurückzuführen. Aber weiter, es soll die Frau mehr mit den Brustmuskeln, der Mann mehr mit den Bauchmuskeln atmen, der Gaswechsel soll verschiedene Maße aufweisen, es soll die Intensität der Atmung eine verschiedene sein. Milz, Leber und Niere sollen beim Weibe relativ größer sein. Gewicht und Wandstärke des Herzens sind beim Weibe geringer als beim Manne, das gleiche gilt von dem gesamten Blutdruck, wogegen die Zahl der Pulsschläge größer ist. Unterschiede bestehen in der Zusammensetzung des Blutes, wie früher (S. 720) schon mitgeteilt wurde. Die Drüsen mit innerer Sekretion weisen zum Teil sehr große Verschiedenheiten auf. Schilddrüse und Hypophyse besitzen beim Weibe ein relativ größeres Gewicht, entfalten hier eine regere Tätigkeit. Für die Nebennieren weiß man ähnliches vom Meerschweinchen[32], wo deren inkretorische Betätigung bei weiblichen Meerschweinchen viel stärker und intensiver ist als bei männlichen. Physiologische Divergenzen der Ge-

schlechter können bei anderen Tieren in ganz anderen Formen sich äußern. Die Weibchen des Flohkrebses, des Gammarus pulex, zeigen sich weit empfindlicher gegen den Aufenthalt im Seewasser als die Männchen[33]. In reinem Seewasser mit einem Salzgehalt von 23,6 ‰ können Männchen fünf bis sechs Tage aushalten, Weibchen nur neunundzwanzig Stunden, bei 25,9 ‰ Salzgehalt erstere sechsundvierzig, letztere nur fünfeinhalb Stunden. Das Zellplasma des Somas beider Geschlechter verhält sich also verschieden gegenüber der Giftwirkung der Salze.

Und daran anschließen könnte man vielleicht die Fälle eines ganz verschiedenen biologischen Gebahrens der beiden Geschlechter, wohlgemerkt

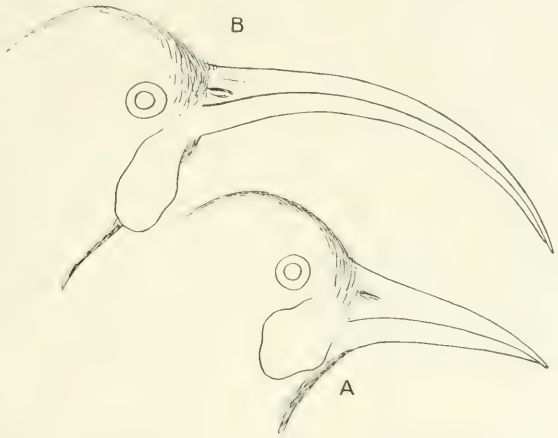


Fig. 730. Schnabelbildung von Heteralocha acutirostris: A des Männchens, B des Weibchens. (Nach Ehlers[36].)

verschieden ohne Beziehung zur spezifischen geschlechtlichen Betätigung. Beim Rhesusaffen (Simia rhesus) trägt das Weibchen seinen Schwanz gewöhnlich hängend, das Männchen krümmt ihn bogig ab- und einwärts[34]; die Männchen eines Seeigels, des Strongylocentrotus lividus, beladen ihren Körper mit Steinchen und Muschelschalen, eine Gewohnheit, die den Weibchen durchaus abgeht[35]. Abweichende Gewohnheiten im Nahrungserwerb können äußerlichen Dimorphismus der Geschlechter hervorrufen, der wiederum nichts mit dem eigentlichen Geschlechtsleben zu tun hat. Ein neuseeländischer Rabenvogel, die Heteralocha acutirostris, besitzt als Männchen (Fig. 730A) einen dicken kegelförmigen, fast graden Schnabel, als Weibchen (Fig. 730B) dagegen einen solchen von schlanker, lang ausgezogener und gekrümmter Form. Das hängt aufs engste zusammen mit der Art, wie die Geschlechter einen Hauptbestandteil ihrer Nahrung, nämlich im Holze lebende Käferlarven, gewinnen: das Männchen meißelt die Bohrgänge der Käferlarven auf, das Weibchen holt sie mit seinem langen dünnen Schnabel

aus ihren Löchern heraus. Es erfuhr dieser Dimorphismus wohl seine Ausgestaltung unter Mitwirkung des Lamarckschen Prinzipes vom Gebrauch und Nichtgebrauch, das hier auf ein hoher Variabilität unterworfenes Organ, den Schnabel dieser Vögel, traf. Auch ist während der Brütezeit, wo das brütende Weibchen von dem Männchen genährt wird, der Schnabel des Weibchens jeglicher Abnutzung entzogen, wird dagegen der Schnabel des Männchens sehr stark abgenutzt. Und daraus ließen sich vielleicht die Anfänge der dimorphen Gestaltung und Betätigung ableiten[36].

Die Ursachen des inneren konstitutionellen Dimorphismus mögen zu suchen sein in den so sehr divergenten Aufgaben, welche schließlich den beiden Geschlechtern als Trägern verschiedenartiger Gonaden zufallen. Diese Aufgaben erfordern für jedes Geschlecht besondere spezifische Leistungen seiner Organe und Gewebe, deren Unterschiede man[37] wohl am besten dahin zusammengefaßt hat, daß die Männchen bei ihrem auf Aktivität gerichteten Wesen katabolisch auf Verlust leben, auf Umsetzung ihrer Stoffe in Kraftbetätigung, wogegen die Weibchen anabolisch nach Gewinn streben, in ihrem Körper also aufbauende Prozesse unter Produktion von Nährstoffen vorherrschen. Alle Energien des weiblichen Körpers werden somit aufgesogen von den sich häufenden Stoffvorräten, Energien des männlichen Körpers sind frei zur Gewinnung äußeren Ausdruckes*). Und nun sind es vor allem Farben, durch welche eine Betätigung innerer freier Energien am männlichen Körper nach außen sichtbaren Ausdruck gewinnt**). Intensivst gesteigerter innerer Stoffwechsel ermöglicht die Produktion und Ablagerung von Pigmenten in reichstem Maße***), hochgradige empfindsame Erregbarkeit läßt zugleich diese Pigmente in ihrer Verteilung, ihrer Konzentration, ihrer Leuchtstärke abhängig werden von den Erlebnissen des ganzen Organismus. Ihn ergreift wohl kein Erlebnis heftiger und aufrüttelnder als das sexuelle Erlebnis, in ihm vollzieht sich daher auch das Spiel jener freien Kräfte in seiner

*) Die regulierende Wirkung dieser inneren freien Kräfte auf das Äußere läßt sich besonders klar aus den Erscheinungen erschließen, die dann sich zeigen, wenn diese Kräfte durch übermäßige geschlechtliche Inanspruchnahme weggenommen werden[38]. Einem rauhhaarigen männlichen Pinscher, der fortgesetzt als Deckhund benutzt wurde, war nach vier Monaten dieser Tätigkeit sein vorher dichtes, straffes und glänzendes Haar dünn, glanzlos und mißfarbig geworden; ihm wurde sein früheres Aussehen alsbald wiedergegeben nach länger andauernder geschlechtlicher Enthaltung. Ähnlich erging es einem männlichen Kaninchen, dessen Haarkleid infolge starker geschlechtlicher Inanspruchnahme so dünn wurde, daß die bloße Haut durchschimmerte, ähnliches zeigt der Rehbock, dessen glänzendes Fell zur Zeit der Brunst rauh, struppig und glanzlos wird.

**) Ganz vereinzelt nur läßt sich auch beim Weibchen eine verstärkte Pigmentbildung im Zusammenhang mit sexuellen Energien feststellen. Bei den Weibchen mancher Cyprinodontiden (Poecilia, Xiphophorus) tritt während der ersten Trächtigkeitsperiode über dem Ovarium eine Pigmentanhäufung auf, die als sog. Trächtigkeitsfleck während des ganzen Lebens erhalten bleibt[39].

***) Wie diese reichlichere Ablagerung von Pigmenten physiologisch bedingt ist, darüber läßt sich nur wenig sicheres bis jetzt aussagen. Man hat wohl gemeint, daß es sich bei ihnen um Abfallstoffe des Stoffwechsels handle, die im Körper ihren Niederschlag fänden[40]. Wirkliche Beziehungen zum Stoffwechsel sind zuweilen ganz unzweifelhaft festgestellt, so etwa dann, wenn bei Daphniden lebhafte Rotfärbung des Fettkörpers durch reichliche Ernährung hervorgerufen werden konnte[41].

energischsten Form. Denn nichts anderes bedeutet es zunächst, wenn bei männlichen Knochenfischen während der Werbung um das Weibchen und vor allem während der unmittelbarsten Geschlechtsbetätigung das Farbenspiel ihrer Schuppenhaut am leuchtendsten erstrahlt. Im Augenblick des Samenergusses erreicht die in allen Farben schillernde Pracht des Bitterlingmännchens seine höchste Kraft[42], in dem gleichen Moment überfliegt ein stahlblauer Glanz das Schuppenkleid des männlichen Fundulus heteroclitus[43], leuchtet in allen seinen prächtigen Farben auf der Körper des Männchens von Gobius minutus[44]. Lebhaftes Farbenspiel begleitet das Liebeswerben männlicher Tintenfische[45]. Intensiveres Blau, zumal eine blaue Kehlfärbung, zeichnet so viele Eidechsenmännchen während der Paarungszeit aus, und auch diese Farben sind zunächst nur äußerer Ausdruck stärkster Bewegung innerer Kräfte[46]. Den Ablauf ihrer wirksamen Tätigkeit kennen wir genauer von Agame inermis[47]. Es ist hier im besonderen die Kehle der männlichen Tiere, welche eine in starker Erregung, zumal in sexueller Erregung, intensiv hervortretende Blaufärbung aufweist. Deren Erscheinen beruht auf der Verteilung des Pigmentes in der Haut. Von diesem Pigment sind drei verschiedene Systeme nachweisbar. Gelbe Pigmentzellen bilden unmittelbar unter der Epidermis zwei Schichten kubischer Elemente, mächtige Massen weißen Pigments lagern sich darunter (Fig. 731 A) und beide zusammen wirken als trübes Medium, welches auffallendes Licht diffus reflektiert, die Kehle weiß erscheinen läßt. Aber zwischen diese beiden Pigmentschichten lagert sich nun noch eine dritte, eine Schicht verästelter schwarzer Chromatophoren. Deren Fortsätze fügen sich unter dem Einfluß innerer erregter und erregender Kräfte zu einer geschlossenen Ausbreitungsschicht unmittelbar unter der gelben Pigmentschicht zusammen (Fig. 731 A) und schließen damit das weiße Pigment von jedem wirksamen Hervortreten aus. Dagegen kann die gelbe Schicht jetzt in ihren besonderen Eigenschaften in Funktion treten, sie absorbiert alle langwelligen Strahlen und reflektiert allein die kurzwelligen blauen Strahlen. Die blaue Farbe tritt daher sofort mit dem lückenlosen Zusammenschluß der schwarzen Pigmentschicht auf, sie schwindet wieder mit deren Auflösung, ist also gänzlich abhängig in ihrem Erscheinen von den inneren Kräften, welche die schwarzen

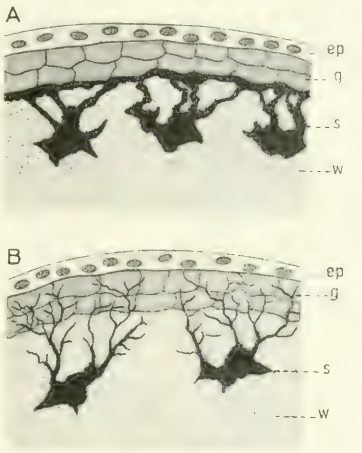


Fig. 731. Schnitte durch die Kehlhaut von Agame inermis: A des Männchens (im Augenblick eintretender Blaufärbung), B des Weibchens. (Schematisch entworfen nach Thilenius[47].) ep Epidermis, g gelbe Pigmentzellen, s schwarze Pigmentzellen, w Zone der Cutis und des weißen Pigments.

Chromatophoren in den Erregungszustand maximaler Ausdehnung versetzen. Bei den Weibchen kann diese Blaufärbung niemals auftreten, und zwar deshalb nicht, weil bei ihnen (Fig. 731 B) die schwarzen Chromatophoren mit ihren Verästelungen zu weit auseinander liegen als daß sie einen vollen Abschluß herbeiführen könnten, ihre Endzweige zudem auch in die gelbe Pigmentzellenschicht eindringen und so diese von vornherein unwirksam machen.

Ganz ähnliches kennen wir von Fröschen[48]. In Begattung begriffene Männchen von Rana temporaria sind zu dieser Zeit von einem bläulichen Reif überzogen, der im Bereich der Kehle in ein sattes Blau übergehen kann. Und diese Blaufärbung verdankt ihre Entstehung wiederum dem Zusammenwirken dunkler beweglicher Chromatophoren mit einem weißlichen, leicht bläulich irrisierenden Pigment der oberen Coriumlagen, sie gewinnt ihr eigenartig durchscheinendes, reifartiges Aussehen durch eine zur gleichen Zeit auftretende starke lymphatische Schwellung der Lederhaut. Aber auch sie findet sich nur beim Männchen und nur zur Zeit höchster sexueller Erregung, hängt gänzlich in ihrem Bleiben und Schwinden ab von den inneren erregenden Kräften. Das läßt sich anderwärts sogar durch das Experiment bestätigen. Alle die lebhaften gelben, roten und violetten Farbflecke, wie sie die männlichen Wassersalamander zur Paarungszeit im Frühjahre aufweisen, sind im Winter stets einer einfarbigen unscheinbaren Färbung gewichen. Sie lassen sich aber sofort auch zu dieser Jahreszeit hervorrufen, wenn man die Tiere in reinen Sauerstoff bringt, das Ganze eine Wirkung der mit erhöhter Sauerstoffaufnahme verbundenen gesteigerten Lebensenergie[49]. Oder aber es lassen sich männliche Färbungscharaktere sogar an Weibchen hervorbringen, wenn man es nur versteht, deren Lebensenergien über das normale Maß hinaus zu fördern. Die weißbäuchigen Weibchen von Lacerta muralis werden rotbäuchig wie die Männchen, entwickeln an den Bauchrändern die blauen Flecken der Männchen, wenn sie in hoher Temperatur gehalten werden[50].

Auch die mannigfachen Färbungsunterschiede, wie wir sie bei den Geschlechtern der Vögel antreffen, könnten wohl ihren ersten ursächlichen Anstoß vielfach in solchen inneren konstitutionellen Differenzen gefunden haben. Bei dem Grünedelpapagei, Eclectus pectoralis, beruht beispielsweise die lebhaftgrüne Färbung der Männchen darauf, daß der männliche Körper als ein Mehr gegenüber dem weiblichen noch einen gelben Farbstoff enthält, welcher in kombinierter Wirkung mit einem schwarzbraunen Pigment als Strukturfarbe die Grünfärbung hervorruft, die dem Weibchen völlig abgeht. Und diesen gelben Farbstoff könnte man sich sehr wohl wiederum als ein Produkt überschüssiger männlicher Lebenskräfte vorstellen[51]. Ganz sicher sind einzig und allein Differenzen innerer Konstitution verantwortlich zu machen für die Färbungsverschiedenheiten der Iris, wie sie gar nicht so selten an den Geschlechtern der Vögel anzutreffen sind[52], wie dann, wenn bei manchen Nashornvögeln die Iris bei den Männchen karmesinrot, bei den Weibchen weiß ist, wenn sie beim Cacatua sulphurea im männlichen Geschlecht schwarz, im weiblichen rot erscheint.

Starke innere Lebensenergien der Männchen können äußeren Ausdruck gewinnen in gesteigertem Wachstum, das zunächst sich offenbart in einer Größen-

zunahme des gesamten Körpers, das aber auch im besonderen sich konzentrieren kann auf einzelne Körperteile. Wie beides da Hand in Hand geht, das haben wir schon einmal erfahren in den Fällen, wo die Männchen der gleichen Art sich auf niedere und hohe Entwicklungsstufen verteilten und wo dann Sexualanhänge mannigfachster Art in genauer Korrelation zur Körpergröße ihres Trägers standen (vergl. S. 699ff.). Was dort als Gesetzmäßigkeit innerhalb der Individuen einer Art nachweisbar war, das herrscht nun auch innerhalb der Gesamtheit größerer systematischer Einheiten[53]. Bei den Herkuleskäfern (Golofa, Dynastes) sind die Männchen der größten Arten stets auch mit den relativ weitaus am mächtigsten entwickelten Hörnerfortsätzen ausgestattet, bei Euchirus-Arten und ihnen verwandten Typen sind es wiederum die größten Formen, welche im männlichen Geschlecht auch die relativ längsten Vorderbeine entwickelt haben, bei den Lucaniden stehen die verlängerten Mandibeln der Männchen in einem

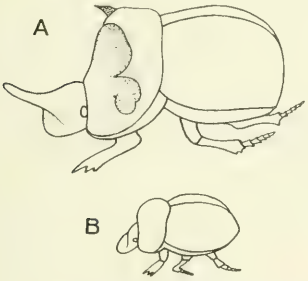


Fig. 732. Männchentypen der Käfergattung Catharsius: A von Cath. molossus. B von Cath. latifrons. (Nach Smith[58].)

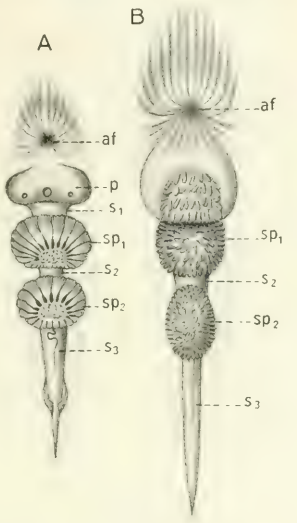


Fig. 733. Analregionen zweier Blennius-Männchen: A von Bl. palmicornis, B von Bl. gattorugine. (Nach Guitel[54].) af After, p Urogenitalpapille, s Analflossenstrahlen, sp deren Hautpolster.

gewissen Verhältnis zur Körpergröße, derart, daß sie beispielsweise bei dem großen Cyclomatus tarandus so lang wie der ganze Körper sind, bei der kleinsten Art, C. stryiceps, dagegen nur von halber Körperlänge. Am stärksten äußert sich diese Korrelation vielleicht bei gewissen Kotkäfern (Copriden), wo etwa bei einer großen Art, wie Catharsius molossus, die Männchen mit einer vorspringenden Thorakalkante und einem Stirnhorn ausgerüstet sind (Fig. 732A), während den kleinen Arten (latifrons, inermis usw.) diese äußeren männlichen Geschlechtscharaktere ganz fehlen (Fig. 732B). Überall hier haben die gesteigerten Lebensenergien, deren Maß zunächst aus der Körpergröße sich ableiten läßt, extravagante Formbildungen hervorgerufen, Bildungen, die somit ihrem Ursprung nach gleichwertig

wären den vorher besprochenen Farbenspielen. Noch näher diesen letzteren könnten vielleicht gestellt werden die eigenartigen Hautwucherungen, wie sie an den Analflossenstrahlen der Männchen gewisser Blennius-Arten auftreten[54]. Bei Blennius palmicornis erscheinen sie in Form vielfach gefälteter häutiger Scheiben von tiefschwarzer Farbe (Fig. 733A), bei Bl. gattorugine als mächtige, von zylindrischen Hautpapillen dicht bedeckte Polster (Fig. 733B). Den Weibchen fehlen diese Bildungen stets, ebenso wie sie auch keineswegs allen Blennius-Arten zukommen, sie dürften in ihrer Herausbildung wohl am ehesten noch verständlich werden aus der Wirkung eines gleichen inneren Kräfteüberschusses heraus, wie er sonst wohl Pigmente zur Entfaltung bringen kann.

Eine nach außen sich offenbarende produktive Kraft überschüssiger männlicher Energie mag also wohl gelten, ist in Fällen, wie den besprochenen, in ihren physiologischen Zusammenhängen ohne sonderliche Schwierigkeiten vorstellbar. Gar nicht so selten sind daher auch dahin zielende Meinungen geäußert worden, so von Eimer[55], der in den lebhafteren Farben der männlichen Eidechsen, in den Prachtfarben des Hochzeitskleides der Vögel Kraftfarben sieht, so von Banks[56], für den die in Farbe oder Form hervorstechenden Eigenschaften der Spinnenmännchen Dokumente überschäumender Lebenskraft darstellen, so von Lameere[4]. Es ist eben diese nämliche produktive Kraft dann aber zur Erklärung der Herausbildung sexueller Farben und Formen in einem Maße herangezogen worden, das die zulässigen Schranken weit hinter sich läßt. Solches ist geschehen durch Wallace[57], für welchen der Kräfteüberschuß der Männchen ein schöpferisches Prinzip umfassendster Wirkung darstellt. Er findet, daß bei den Vogelmännchen etwa lebhafte Farben, Hautanhänge, Federbüsche grade an solchen Stellen auftreten, wo Muskeln und Nerven besonders mächtig entwickelt sind, also vor allem in den Regionen der Brust sowie des Beckens, bez. des Schwanzes. Wenn beispielsweise bei Paradisea apoda das Männchen zu beiden Seiten der Brust Büschel großer goldgelber Federn trägt, so ist deren Ansatzfläche grade die Stelle, wo die Fasern der großen Brustmuskeln zum Insertionspunkt konvergieren, wo mithin ein Punkt stärkster und energischster Muskeltätigkeit gelegen ist; wenn die langen Federn des Pfauenschweifes von einem besonderen rundlichen Hautbezirk des hinteren Körperendes entspringen, so liegt diese Fläche nahe der Ansatzstelle der mächtigen Muskeln, welche hintere Extremitäten und Schwanz bewegen. Diese Lagebeziehungen sind für Wallace keine äußerlichen, zufällig gegebenen, sie sind für ihn innerlich begründet in physiologischen Zusammenhängen, derart, daß die gesteigerte Intensität sich betätigender Muskel- und Nervenkräfte unmittelbar nach außen wirkend die benachbarten Hautstellen zu erhöhter Produktion, deren Anhänge zu gesteigertem Wachstum und zur schließlichen außerordentlichsten Entfaltung angeregt haben. Dadurch gelangen wir aber zu Vorstellungen, die physiologisch kaum ausdenkbar sind. Ein an sich durchaus brauchbares Prinzip, daß aus inneren konstitutionellen sexuellen Verschiedenheiten heraus schließlich auch ein äußerlich sichtbarer sexueller Dimorphismus entstehen kann, ist hier einseitig zu äußersten Konsequenzen geführt und damit ins Unmögliche übertrieben worden[58].

Es sind solche Ideen übrigens recht alt. Schon vor Wallace sind sie von älteren Vogelkundigen entwickelt worden, so beispielsweise von Chr. L. Brehm[59], der meinte, daß die lebhaft gefärbte Kehle, wie sie so viele gute Sänger unter den Singvögeln besitzen, in Korrelation stehe zur Lage der Luftröhre, diesem ausgebildetsten und tätigsten Organ des Vogelkörpers (Rauchschwalbe, Rotkehlchen, Blaukehlchen).

Wir lassen also die Wirkung überschüssiger männlicher Innenkräfte darauf beschränkt sein, daß sie gewisse äußere Sondererscheinungen am männlichen Körper hervorrufen können. Primär verursacht durch die inneren Betriebsmechanismen des Körpers haben solche Erscheinungen zunächst gar nichts zu tun mit irgendwelcher äußerer Betätigung der Geschlechter. Es kann diese Indifferenz aber aufgehoben werden. Dadurch daß diese äußeren Merkmale ständig an männlichen Individuen auftreten, werden sie zu Kennzeichen derselben, werden sie zu Geschlechtserkennungsmerkmalen. Ihre Wirksamkeit als solche wird abhängen von der Intensität ihrer Erscheinungsform. Letztere ist gegeben durch die Lebensenergie des Trägers dieser Kennzeichen, wird also in ihrer höchsten Ausprägung sich zeigen bei den kräftigsten und stärksten Männchen, deren Anziehungskraft auf die Weibchen mithin am größten sein muß. Und damit haben wir Grundlagen gewonnen, die als Anfänge für das Wirken einer objektiven sexuellen Auslese ohne weiteres verwertet werden können. Die gesamte Stufenfolge einer solchen Entwicklung zeigen uns die Knochenfische. Beim Flußbarsch haben die glänzenden Farben der Männchen noch gar nichts zu tun mit sexuellem Anreiz, da der Paarungsvorgang sich zur Nachtzeit in völliger Dunkelheit abspielt[60], eine ähnliche Indifferenz muß beim Bitterling angenommen werden, wo das Männchen in seinem Prachtkleid nicht nur gegenüber seinem Weibchen erstrahlt, sondern vor allem gegenüber den Muscheln, in welche es seinen Samen ergießen will[12] (vergl. S. 118). Bei den Makropoden (vergl. S. 457) werden die gleichen Farben in ausgesprochenstem Maße bereits bei der Ausführung eines wirklichen Liebesspieles verwendet, in unmittelbarer Berechnung einer Wirkung auf die Sinne der Weibchen. Und deren Erregbarkeit ergibt sich klar aus dem Verhalten der Geschlechter von Etheostoma coeruleum, wo die stärksten und die am glänzendsten gefärbten Männchen in einem viel höheren Prozentsatz zur Paarung von den Weibchen angenommen werden als ihre dunkler gefärbten Genossen, die direkte Abweisungen erleiden[61]. Das Ganze offenbart uns gewissermaßen Erregungs- und Bewerbungsorgane im Zustande des Entstehens von allerersten Anfängen an bis zu ziemlicher Vollkommenheit.

Es sind also in diesen Fällen konstitutionell begründete Eigenschaften, von denen Erregungsmomente ausgehen. Sie wirken auf das entgegengesetzte Geschlecht kraft ihrer „Verschiedenheit", durch welche ein bestimmtes Geschlecht als solches gekennzeichnet wird und dem Partner in der Sucht nach Befriedigung des Kontrektationstriebes anziehend erscheint. Der Ablauf dieses Prozesses läßt sich vielleicht nirgends besser erläutern als am Beispiel des Menschen. Eine konstitutionelle Eigentümlichkeit des Körpers des menschlichen Weibes ist sein stärkerer Fettansatz, der alle durchscheinenden Umrisse von

Skelett und Muskulatur zurücktreten läßt und somit eine weiche Rundung der Formen schafft. Sie wirkt in typischster Weise anziehend auf das männliche Geschlecht. Die dichterische Verherrlichung des weiblichen Körpers vergißt ganz gewißlich dieser weiblichen somatischen Eigenschaft nicht so leicht, nirgends wohl hat ein Dichter diese Anziehung natürlicher und unbefangener ausgesprochen als da, wo in dem altfranzösischen Roman von Aucassin und Nicolette[62] letztere ihren Wunsch, mit dem Geliebten vereint zu bleiben, mit den Worten einleitet:

Quant mes doux amis m'acole
et il me sent grasse et mole.

Fig. 734. Etwa zwanzigjähriges Kolanuweib (Hottentottin) mit hochausgeprägter Steatopygie. (Aus Friedenthal[66] nach einer Photographie von Bartels.)

Diese sexuelle Wertschätzung kann aber weit drastischere Formen annehmen bei Naturvölkern. Auf den Tonga-Inseln wird zum Schönheitsideal der Frau direkt die fette Gestalt mit kurzem Hals, mächtiger Büste, breiten Hüften und Schenkeln[63], im südlichen Neumecklenburg wird dieses Ideal gar künstlich gezüchtet, insofern die jungen Mädchen zeitweilig vor der Verheiratung abgesperrt und förmlich gemästet werden, bis sie nach zwölf bis zwanzig Monaten solcher Isolierung außerordentlich fett geworden sind und nun als vollkommene Schönheiten gelten[64]. Ähnliche Werturteile haben bei den Bongos Zentralafrikas deren Weiber in förmliche Fleisch- und Fettklumpen umgewandelt, derart, daß bei ihnen ein Körpergewicht von drei Zentnern keine Seltenheit ist, daß der Schenkelumfang einer Frau nicht selten an Stärke den Brustumfang der schlanken Männer erreicht, welche als nervig-dürre Gestalten völlig frei von Fettansatz sind[65]. Und schließlich hat solches gar zur Ausprägung fixierter äußerer weiblicher Sexualmerkmale geführt, bei den Weibern der Buschmänner und Hottentotten[66]. Gewaltige Fettmassen umlagern da die Körperpartien des Gesäßes und der Oberschenkel, als drei gesonderte, durch das Unterhautfettgewebe verbundene Fettpolster aufsitzend nach hinten den Glutaeusmuskeln, seitlich dem Tensor fasciae latae und vorn dem Extensor cruris quadriceps, hier in der vorderen Oberschenkelregion bis zum Knie reichend (Fig. 734). Das alles zusammen ruft dann die Erscheinung hervor, welche man seit langem als Steato-

pygie bezeichnet, als Fettsteißigkeit, da ja gerade die mächtig vorspringenden Fettmassen des Gesäßes in Verbindung mit einer starken dorsolumbalen Krümmung der Wirbelsäule die ganze Erscheinung zu einer besonders auffallenden machen. Und es werden diese Fettanhäufungen nicht etwa erst allmählich durch besondere Mästung hier erzeugt, es tritt die Steatopygie vielmehr schon gleich nach der Geburt bei kleinen Mädchen als typischer weiblicher Sexualcharakter deutlich hervor, sie nimmt ständig bis zur Geschlechtsreife zu, ähnlich wie die Brüste zunehmen, verstärkt sich von neuem bei eingetretener Schwangerschaft und erreicht das Maximum ihrer Ausbildung nach erfolgter Niederkunft. Es ist die Steatopygie derart als fixiertes Merkmal Besitz des weiblichen Geschlechts geworden, daß sie sogar bereits unter dem Einfluß der im vorhergehenden Kapitel besprochenen Übertragungstendenzen am männlichen Körper sich bemerkbar zu machen imstande ist, auch bei Knaben und Männern von Busch-

Fig. 735. Weibliche Statuetten aus prähistorischer Zeit: A Elfenbeinstatuette der sog. Venus von Brassempouy aus einer Höhle bei Brassempouy (Landes), B Speicksteinstatuette aus einer Grotte bei Menton. (A nach Piette[68], B nach Reinach[68].)

männern sind gelegentlich Anzeichen von Steatopygie festgestellt worden. Andererseits läßt sich eine gewisse Vorstufe bei Somaliweibern nachweisen, wo starke Fettanhäufungen an Gesäß und Schenkeln dem äußeren Gepräge einer Steatopygie schon recht nahe kommen[67]. Eine Wertschätzung übertriebenen Fettansatzes am weiblichen Körper hat fernerhin einmal bestanden bei den Völkern, welche im Quartär Belgien, Südfrankreich und die Mittelmeerländer

bewohnten. Zum wenigsten ist nur so zu verstehen, daß die uns erhalten gebliebenen weiblichen Statuetten aus jenen frühen Perioden der Menschheitsgeschichte stets neben einer an sich unmäßigen Fettleibigkeit gewaltige Fettpolster an Hüften, Schenkeln und Gesäß aufweisen (Fig. 735). Es muß das zweifellos das erotische Schönheitsideal jener Tage gewesen sein[68].

Es ist dieses Beispiel deshalb für uns so wertvoll und ist deshalb einer eingehenderen Erörterung würdig gewesen, weil es uns tatsächlich alle Stufen der Ausbildung eines peripheren Sexualcharakters vom Werte eines Erregungsmerkmales zeigt. Anfänge rein konstitutioneller Eigenart und ohne jeglichen Zusammenhang mit irgendwelcher äußerer Geschlechtsbetätigung gewinnen in zunehmendem Maße Sinn und Bedeutung für diese Geschlechtsbetätigung,

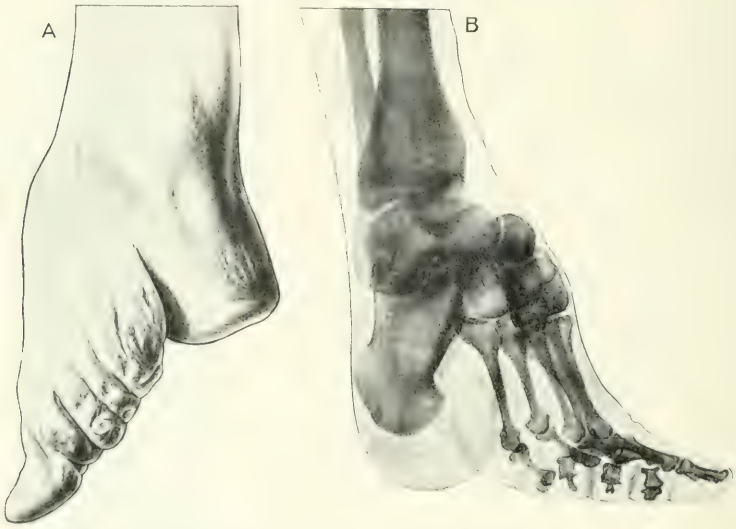


Fig. 736. Der kleine Fuß der Chinesinnen: A Gipsabguß des Fußes einer dreißigjährigen Frau, B Röntgenbild des Fußes einer zweiunddreißigjährigen Frau. (Nach Virchow[69].)

wirken anziehend auf das andere Geschlecht und werden schließlich als echter peripherer Sexualcharakter in eben diesem Sinne fixiert. In einem anderen Beispiele aus dem Völkerleben ist zwar der Versuch vorhanden, eine zunächst sexuell durchaus indifferente Eigenschaft des weiblichen Körpers künstlich zu einem sexuell anziehenden Mittel zu machen, ist es aber über diesen Versuch hinaus noch nicht zu einer Fixierung dieser künstlich erzwungenen Eigenschaft gekommen. Das Beispiel bezieht sich auf den kleinen Fuß der Chinesinnen[69]. Kleinheit des Fußes ist eine aus dem Gesamthabitus sich ergebende Eigenschaft des weiblichen Körpers und genießt als solche ja eine nicht geringe Wertschätzung

beim männlichen Geschlecht. Es ist diese weibliche Eigenschaft besonders stark ausgeprägt innerhalb der mongolischen Rasse und hat hier dann eine raffinierte Steigerung erfahren durch künstlichen Eingriff. Durch eine Bandagierung, mit welcher in frühem Kindesalter begonnen und die über ein Jahrzehnt lang durchgeführt wird, zwingt man in China den Mädchenfuß in eine Form, die eine sehr bedeutende Verkleinerung desselben vortäuscht (Fig. 736). Der ganze vordere Teil des Fußes wird, zumal im Bereich der Metatarsalien, sehr stark ab- und rückwärts gebogen, es wird der hintere Fersenteil direkt nach unten gedrückt, bis schließlich die beiden einander genäherten Fußabschnitte nur noch durch einen tiefen Querspalt geschieden erscheinen. Von den Zehen behält nur die erste ihre ungefähre normale Lage in der Verlängerung des Mittelfußes bei, die übrigen Zehen dagegen werden an und unter die Sohle gepreßt, um den Anschein möglichster Schmalheit hervorzurufen. Es sind diese Zehen zu förmlichen rudimentären Anhängseln des Fußes geworden, sie stellen aktiv nicht mehr bewegliche, nägellose Fleischklümpchen dar, die förmlich in die Fußsohle eingebettet sind. Im besonderen ist es dann noch das Schuhwerk, welches die Illusion eines kleinen Fußes sehr beträchtlich zu verstärken imstande ist, insofern es nur den unteren herabgedrückten Teil des Fußes als wirklichen Fuß, den oberen Teil aber als Bestandteil des Unterschenkels erscheinen läßt. Kein Schönheitsattribut der Frau besitzt für den Chinesen einen so hohen Wert wie dieser mißgestaltete kleine Fuß, ein neues Beispiel dafür, wie ein zunächst sexuell völlig indifferentes Merkmal zu einem geschlechtlichen Anziehungsmittel stärkster Art werden kann. Wenn es als solches zunächst nur durch künstlichen Eingriff seine volle Ausprägung erhalten kann, so hängt das wohl mit der relativ kurzen Zeit der Verwendung dieser Methoden zusammen, es soll die Sitte zu Anfang des siebenten Jahrhunderts unserer Zeitrechnung sich eingebürgert haben. Man könnte sich aber sehr wohl vorstellen, wie solche künstliche Deformitäten sich schließlich fixierten, und dann wäre — ganz entsprechend der Steatopygie — ein wirklicher peripherer Sexualcharakter von stimulierender Wirkung neu entstanden.

Ein drittes Beispiel vom Menschen zeigt das alles noch abgeschwächter. Die Sitte des Schneidens der Kopfhaare beim Manne läßt den Europäer das lange Haar des Weibes als ein besonderes Schönheitsmerkmal empfinden, obwohl hier eigentlich überhaupt kein somatischer Geschlechtsunterschied zugrunde liegt, da die Kopfhaare im ungeschnittenen Zustand in beiden Geschlechtern lang auswachsen[70].

Ausgangspunkt für die Bildung von Erregungsorganen waren in allen diesen Fällen sexuell ursprünglich völlig indifferente Körpermerkmale, für die nur das Geltung haben mußte, daß sie in beiden Geschlechtern verschieden waren. Es ist leicht verständlich, daß eine solche anziehende oder erregende Wirkung auf das andere Geschlecht erst recht auch von den Organen ausgehen kann und wird, die wirklich sexuell sich betätigen, wenn auch in einem ganz anderen Sinne zunächst. Der eine Sinn hat das Organ zur Förderung der spezifischen sexuellen Aufgaben seines Trägers geschaffen, der zweite neue Sinn als Erregungsorgan hat sich erst nachträglich an ihm fixiert und hat dann wohl

auch zu seiner weiteren Ausgestaltung beigetragen. Wieder wird ein Beispiel aus der Naturgeschichte des Menschen das am leichtesten klar machen. Der Mammarapparat der Säugetiere hat sich herausgebildet als ein Ernährungsorgan der Jungen, er tritt uns beim menschlichen Weibe in der Form der vorgewölbten Brüste entgegen, die ihre Entstehung (vergl. S. 590) einer mit Fettanhäufungen verbundenen Anschwellung der Milchdrüse verdanken. Und diese einer ganz bestimmten weiblichen Sexualtätigkeit, eben dem Säugen, dienenden Brüste sind daneben eines der sexuell wirksamsten Körpermerkmale des menschlichen Weibes geworden[71], wirksam in einem direkt der Mode unterworfenen Maße. Ein einziger Vergleich aus der Kulturgeschichte sagt darüber genug. Im Mittelalter galt in Europa die kleine harte Brust als idealer Typus weiblicher Schönheit. Ich zitiere aus dem schon einmal erwähnten, dem Norden des französischen Sprachgebietes um die erste Hälfte des dreizehnten Jahrhunderts entstammenden Roman von „Aucassin et Nicolette", wo es bei einer Schilderung der Schönheit Nicolettes heißt, daß sie „avoit les mameletes dures aussi con ce fuissent deux nois gauges (Walnüsse)[62]. Den gleichen Geschmack zeigen uns die bildlichen Darstellungen jener Zeiten, ihm begegnen wir etwa in dem kleinen Bild des Leipziger Museums, „Der Liebeszauber" benannt[72], das dem Künstlerkreis der van Eycks angehört, ihn finden wir auch noch späterhin, wie etwa in dem am Schlusse stehenden Holzschnitt, der Darstellung einer Venus aus einem alten illustrierten Fabelbuch (Fig. 737). Und nun vergleiche man damit die Frauengestalten eines Rubens mit ihren üppigen, von Fülle strotzenden Brüsten, so gefiel es einige Jahrhunderte später den Menschen der gleichen Landstriche[74]. Eine sexuelle Wertschätzung der weiblichen Brüste ist dazu nicht etwa nur bei den Kulturnationen entwickelt, auch bei primitiven Naturvölkern, wie etwa den Bewohnern Neu-Guineas, gilt die natürliche wohlentwickelte Brust als ein wertvolles und wohlgehütetes Attribut vollendeter Schönheit[75], daneben sind vielfacher Art die künstlichen Eingriffe, durch welche man den Brüsten eine besondere Form zu verleihen sucht[74].

Doch wir wollen neben allen diesen Beispielen aus der Naturgeschichte des Menschen auch der übrigen Organismen in ähnlichen Beziehungen noch gedenken. Verständlich werden können aus solchen Zusammenhängen heraus die merkwürdigen extravaganten Hörner- und Aufsatzbildungen, wie sie die Männchen so vieler Blatthornkäfer aufweisen (vergl. Fig. 431—433, S. 445ff.). Über ihre eigentliche Bedeutung ist viel schon geschrieben worden. Am wahrscheinlichsten mag wohl die Auffassung sein, welche ihren Ursprung zurückführt auf eine Verwendung als Werkzeuge beim Brutgeschäft[76]. Die vorspringenden Kanten und Höcker, wie die Weibchen dieser Käfer sie jetzt noch ganz allgemein in mäßiger Ausbildung auf Stirn und Vorderbrust tragen, erleichtern vorzüglich das Bohren in Mulm und faulendem Holz, sie spielen zugleich die Rolle eines Körbchens, welches die beim Bohren sich ergebenden Abfallstoffe aufzunehmen und wegzutransportieren hat. Bei manchen Formen nehmen die Männchen an diesen Arbeiten, die ja im wesentlichen der Brutfürsorge dienen, teil und sind dann ganz ähnlich gestaltet wie die Weibchen, bei anderen haben die

Männchen sich von dieser Tätigkeit zurückgezogen, und nun mögen jene oben besprochenen inneren Überschußkräfte hier an diesen Körperteilen ihre Wirksamkeit betätigt und Hypertrophien veranlaßt haben. Überschritten aber einmal diese Anhänge das normale, ursprünglich beiden Geschlechtern gemeinsame Maß, nun dann ergaben sie auf Grund ihrer vom weiblichen, dem Anfang treu gebliebenen Typus abweichenden Gestalt ein besonderes Kennzeichen männlichen Wesens, womit dann ihre weitere extravagante Ausgestaltung eine naturgemäße sachliche Förderung finden konnte. Auch hier hätte also ein Organ, das ursprünglich ein Werkzeug im Dienst der Brutpflege war, schließlich die Bedeutung eines ornamentalen Erregungsorganes gewonnen.

Solcher Beispiele ließen sich wohl noch manche finden. Die mächtige Schere, die bei den Männchen der Winkerkrabben zu einem so auffälligen Anlockungsorgan der Weibchen verwendet wird (vergl. S. 452, Fig. 439), sie diente ursprünglich sehr wahrscheinlich zum Verschluß der Schlammhöhlen, in denen sich diese Krabben aufhalten, und hat ihre Anfänge übertriebenen Wachstums wohl aus dieser Verrichtung gewonnen[77]. Auch andersartige Erregungsorgane können einem Funktionswechsel ihren Ursprung verdanken. So leitet das mit Chitinzäpfchen besetzte Reibinstrument des Lautorgans der Corixa-Männchen, das dem einzigen Tarsalglied der Vorderbeine entspricht (vergl. S. 416, Fig. 407), aus einem Körperteil sich ab, der ursprünglich bei der Nahrungsaufnahme und beim Reinigen des Kopfes Verwendung fand[78].

Der Ursprung peripherer Erregungsorgane kann also ein überaus verschiedener sein, er braucht vor allen Dingen in keiner Weise in seinen Anfängen irgendwie mit solcher Betätigung verknüpft zu sein, womit die vielfach diskutierten Schwierigkeiten, welche mit der Vorstellung einer Wirksamkeit noch unvollkommen ausgebildeter und daher kaum sinnlich wahrnehmbarer Erregungsorgane verbunden sind, in Wegfall kommen. Sind äußere sexuelle Gegensätze aber einmal gewissermaßen als Nebenprodukt sonstiger Differenzierungsvorgänge entstanden, dann wird sexuelle Zuchtwahl objektiver Form- sehr wohl in dem Sinne einer schärferen Herausbildung des Erregungscharakters tätig sein können. Und das zumal dann, wenn irgendwelche sonstige Bewerbungsgewohnheiten das Hervortreten äußerer Kennzeichen besonders begünstigen. Die Bewerbung an sich wäre also das primäre, sie bedarf zunächst zu ihrer wirksamen Ausprägung keinerlei auffallender Sonderbildungen[79]. Das läßt sich leicht durch die Tatsachen belegen bei Vögeln [80]. Viele Singvogelmännchen paradieren vor ihren Weibchen mit gespreizten Flügel- und Schwanzfedern, mit gesträubten Kopffedern und ähnlichem, ohne daß alle diese Teile irgendwie besonders ausgezeichnet wären; das schmucklose Rebhuhnmännchen steht in seinen Bewerbungskünsten nicht hinter seinen schmucktragenden Verwandten, wie etwa den Fasanhähnen zurück. Aber es ist ohne weiteres klar, daß solche Bewerbungen wirksamer werden müssen, wenn dem Männchen auffallender Zierrat irgendwelcher Art zur Verfügung gestellt wird, wie es gerade bei den Vögeln ja tatsächlich so häufig geschehen ist. Durch die Ausbildung dieses Zierrates werden aber die Bewerbungsformen nicht erst hervorgerufen, sondern nur verstärkt.

Was in diesem Kapitel für die Lösung des Problems der Entstehung peripherer Sexualcharaktere, im besonderen der ornamentalen Sexualcharaktere geboten werden konnte, das mußte durchaus den Charakter des Fragmentarischen tragen. Es galt zunächst, nichts mehr zu gewinnen als ein Verständnis für die Wege und Möglichkeiten, die zur Ausgestaltung von Merkmalen fernster Gechlechtsbetätigung dienen konnten, solcher Merkmale also, denen nicht infolge engen Zusammenhangs mit unmittelbaren Geschlechtsfunktionen Charakter, Wert und Nutzen von Artmerkmalen zukommt. Wenn für jene Merkmale Form der Betätigung und Grad der Wirkung häufig unklar oder zum mindesten umstritten sind, so ist ohne weiteres verständlich, wie unsicher der Boden für jeden Erklärungsversuch ihrer Entstehung sein muß. Ein derartiger Versuch muß ganz versagen, wo solche Geschlechtsmerkmale jeglicher Deutung spotten, man denke nur etwa an die so sonderbar gestalteten auffallenden Körperanhänge, wie sie Thelyphoniden- und Solpugiden-Männchen unter den Spinnentieren tragen[81]. Daß natürlich nicht etwa jede Mitbetätigung der Prinzipien der Artmerkmalsbildung auszuschalten wäre, ist selbstverständlich, man dürfte sich vor allem vorstellen, wie etwa Mutationen sehr wohl zur Neuschöpfung auffallender, der Erhaltung werter Geschlechtskennzeichen Veranlassung geben könnten[15]. Das alles fordert für den Einzelfall seine besondere Behandlung, wozu uns freilich ein übermäßig reiches Material der Beobachtung und des Experiments bis jetzt nicht zur Verfügung steht. Und ohne ein solches werden über den Stand der wortreichen Diskussionen[82] nicht hinauskommen, von denen uns die Zeit nach Darwin eine Überfülle beschert hat.

Fig. 737. Darstellung weiblicher Schönheit aus der Zeit des ausgehenden 15. Jahrhunderts. (Aus einem alten Fabelbuch[73].)

Literatur-Anmerkungen

Die Hinweise „zit. in . .“ sind stets zu beziehen auf Angaben im Literaturbereich des betreffenden Kapitels.

Zur Vorrede.

[1] Es sind nur wenige Werke, die ich hier zu nennen habe. Zunächst das Buch von R. Hesse und F. Doflein (Tierbau und Tierleben, Leipzig und Berlin 1910 u. 1914), in dem am umfassendsten in dem Rahmen einer allgemeinen Biologie die von mir behandelten Probleme zur Darstellung gebracht sind, dies jedoch, entsprechend der Anlage des Werkes, in einer mehr gemeinverständlichen, auf weitesten Leserkreis berechneten Form. Streng wissenschaftlich wird zum wenigsten ein Teilgebiet behandelt in der zusammenfassenden Übersicht über die „Physiologie der Zeugung“ von E. Godlewski (in Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie, 3. Bd., 2. Hälfte, Jena 1910—1914), wo ein Abschnitt die Begattungsvorgänge in der Reihenfolge der systematischen Gruppen des Tierreiches aneinander reiht. Nur ein Teilgebiet enthält schließlich auch Darwins „Abstammung des Menschen“ (übersetzt von J. V. Carus, Stuttgart 1875), wo im Zusammenhang mit der Entwicklung der Theorie von der geschlechtlichen Zuchtwahl die äußeren peripheren Geschlechtscharaktere aller Tiergruppen einer genauen Darstellung unterworfen werden. Und ähnlichen Inhalt weist ein neueres Werk auf, das Buch von J. T. Cunningham (Sexual dimorphism in the animal kingdom, London 1900), das in langer Reihe das ganze Tierreich in Rücksicht auf die sexuelle Gestaltung des Äußeren vor dem Leser vorbeiziehen läßt.

[2] So ausgiebig als irgendmöglich ist die Literatur etwa bis zum Jahre 1914 berücksichtigt, für die Folgezeit alles das, was mir bei immer lückenhafter werdender Berichterstattung der Literatur durch unmittelbare Einsicht der Zeitschriften noch zugänglich werden konnte. Manches mag mir auch aus früherem trotz aller Sorgfalt des Suchens entgangen sein, zumal solches, das in andersartige Zusammenhänge eingeschaltet nicht unmittelbar im Titel der Abhandlung als Beitrag zum Thema der Sexualität erkennbar ist. Ich wäre dankbar, wenn ich darin von manchem Leser durch Hinweise aus seinem Spezialforschungsgebiet des weiteren belehrt und gefördert würde.

Zu Kapitel 1: Gameten und Gametocyten.

[1] Vergl. dazu für Protozoen die unter [2] zitierten Handbücher, für Metazoen: E. Korschelt und K. Heider. Lehrbuch der vergl. Entwickl.geschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. Jena 1910.

[2] Vergl. dazu:
A. Lang. Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. Aufl. Protozoa. Jena 1901.
F. Doflein. Lehrbuch der Protozoenkunde. 3. Aufl. Jena 1911.

[3] S. Prowazek. Parasitische Flagellaten. Arb. Kais. Gesundheitsamt Berlin. Bd. 21. 1904.

[4] A. Distaso. Processi vegetativi e incistidamento di Actinophrys sol. Arch. Prot.kunde. Bd. 12. 1908.

[5] Vergl. hierzu besonders:
M. Hartmann. Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. Prot.kunde. Bd. 14. 1909.

[6] C. Cl. Dobell. Structure and life-history of Copromonas subtilis. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 52. 1908.

[7] A. de Bary. Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.

[8] Goroschankin. Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. Bull. Soc. Impér. Natural. Moscou. 1890. 1891.

[9] F. Schaudinn. Generationswechsel von Trichosphaerium Sieboldi. Anhang zu: Abhandl. Preuß. Akad. Wiss. Berlin. 1899.

[10] F. Schaudinn. Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 13. 1900.

[11] L. Léger et O. Dubosq. Réproduction sexuée chez Ptérocephalus. Arch. Zool. exp. génér. 4. sér. tome 1. 1903.

[12] Vergl. dazu:
E. Maupas. Rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. Zool. exp. génér. 2. sér. tome 7. 1889.
F. Doflein, zit. in [2].
[13] F. Stein. Der Organismus der Infusionsthiere. II. Abth. Leipzig 1867.
[14] E. Maupas, zit. in [12].
H. Wallengren. Totale Konjugation bei Vorticellina. Biol. Ctrbl. Bd. 19. 1899.
F. Doflein, zit. in [2].

Zu Kapitel 2: Der Gametocytenträger.

[1] Als Hauptwerke der für dieses Kapitel benutzten Literatur seien zunächst genannt:
F. Oltmanns. Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1904, 1905.
J. P. Lotsy. Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. 1. Algen und Pilze. Jena 1907.
F. von Tavel. Vergleichende Morphologie der Pilze. Jena 1892.
[2] A. de Bary. Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.
[3] G. Hieronymus. Über Stephanosphaera pluvialis. In: Beitr. zur Biologie der Pflanzen (herausgegeben von F. Cohn). Bd. 4. 1887.
[4] F. Cohn. Entwicklungsgeschichte der Gattung Volvox. Festschr. Göppert. 1875.
L. Klein. Morph. und biolog. Studien über die Gattung Volvox. Jahrb. wiss. Botanik. Bd. 20. 1889.
— Fortpflanzung bei der Gattung Volvox. Ber. Nat.forsch. Gesellsch. Freiburg. Bd. 5. 1891.
Ch. Janet. Le Volvox. Limoges 1912.
[5] F. von Stein. Der Organismus der Infusionsthiere. III. Abth. Leipzig 1878.
[6] M. Woronin. Zur Kenntnis der Vaucherien. Botan. Ztg. Bd. 27. 1869.
[7] N. Pringsheim. Zur Morphologie und Systematik der Algen. Jahrb. wiss. Botanik. Bd. 1. 1858.
[8] M. Woronin. Zur Kenntnis der Monoblepharideen. Mém. Acad. Impér. Scienc. Pétersbourg. Classe phys.-math. 8. sér. vol. 16. 1904.
[9] E. Gruber. Verhalten der Zellkerne in den Zygosporen von Sporodinia grandis. Ber. Deutsch. Botan. Gesellsch. Jahrg. 19. 1901.
[10] A. de Bary. Peronosporeen und Saprolegnieen und die Grundlagen eines natürlichen Systems der Pilze. Abh. Senckenberg. Nat.forsch. Gesellsch. Bd. 12. 1881.
K. Miyake. Fertilization of Pythium. Annals of Botany. vol. 60. 1901.
[11] A. F. Blakeslee. Sexual reproduction in the Mucorineae. Proc. Americ. Acad. Arts Sci. vol. 40. 1905.
[12] Für Moose und Farne vergl. vor allem:
K. Goebel. Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1900.
[13] E. Strasburger, F. Noll, H. Schenck, A. F. W. Schimper. Lehrbuch der Botanik. Jena.

Zu Kapitel 3: Der Gametocytenträger 2. Ordnung.

[1] Für das Folgende vergl. besonders:
E. Strasburger, F. Noll, H. Schenck, A. F. W. Schimper. Lehrbuch der Botanik. Jena.
K. Goebel. Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1900.
J. Buder. Der Generationswechsel der Pflanzen. Monatshefte naturwiss. Unterricht. Bd. 9. 1916.
[2] Vergl. vor allem dazu:
G. J. Allman. A monograph of the gymnoblastic or tubularian Hydroids. London 1871.
A. Weismann. Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.
[3] Zusammenfassend in ausführlicher Darstellung zuletzt behandelt von:
A. Kühn. Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. I. Die Hydroiden. Ergebn. Fortschr. Zoologie. Bd. 4. 1913.
[4] Ch. P. Sigerfoos. New Hydroid from Long Island Sound. Americ. Natural. vol. 33. 1899.
[5] S. J. Hickson. Medusae of Millepora. Proc. Roy. Soc. London. vol. 66. 1900.
[6] S. Motz-Kossowska. Gonophores de Plumularia et Sertularia. Arch. Zool. exp. géner. 4. sér. tome 7. 1907—08. Notes.
[7] R. von Lendenfeld. Coelenteraten der Südsee. IV. Eucopella. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 38. 1883.
A. Kühn. Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydromedusen. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 30. 1910.
[8] A. Kühn, zit. in [7].
[9] J. Buder, zit. in [1].
[10] Korotneff. Anatomie und Histologie des Vertillum. Zool. Anz. Jahrg. 10. 1887.
[11] E. B. Wilson. Development of Renilla. Phil. Transact. Roy. Soc. London. vol. 174. 1883.
[12] K. A. Andersson. Pterobranchier. Wiss. Ergebn. Schwed. Südpolar-Exp. 1901—03. Bd. 5. 1907.

[13] Y. Delage et E. Hérouard. Traité de zoologie concrète. tome 5. Les Vermidiens. Paris 1897
[14] S. F. Harmer. Pterobranchia. Siboga-Expeditie. XXV1bis. Leiden 1905.
[15] S. F. Harmer. Embryonic fission in cyclostomatous Polyzoa. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 34. 1893.
Y. Delage et E. Hérouard, zit. in [13].
A. Robertson. Embryology and embryonic fission in Crisia. Univ. California Public. Zool. vol. 1. 1903.
[16] S. F. Harmer. British species of Crisia. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 32. 1891.
[17] Th. Hincks. A history of the british marine Polyzoa. London 1880.
[18] A. Pizon. Blastogénèse chez les Botryllidés. Ann. Scienc. natur. Zool. tome 14. 1893.
[19] E. Haeckel. System der Siphonophoren. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 22. 1888.
[20] C. Chun. Cyklische Entwicklung der Siphonophoren. 2. Mitth. Sitz.ber. Akad. Wiss. Berlin 1885.
[21] G. J. Allman, zit. in [2].
[22] A. Götte. Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 87. 1907.
[23] K. A. Andersson, zit. in [12].
W. G. Ridewood. Pterobranchia. Cephalodiscus. Nation. Antarct. Exp. Nat. Hist. vol. 2. 1907.
[24] A. Robertson, zit. in [15].
[25] A. de Varenne. Reproduction des Polypes hydraires. Arch. Zool. exp. génér. tome 10. 1882.
A. Weismann. Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.
A. Götte, zit. in [22].
[26] C. Chun. Bau und morphologische Auffassung der Siphonophoren. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1897.
[27] K. Babić. Dimorphismus der Gonangien bei Laomedea. Zool. Anz. Bd. 39. 1912.
[28] Vergl. dazu die übersichtliche Zusammenstellung bei:
A. Kühn, zit. in [3].
[29] H. B. Torrey and A. Martin. Sexual dimorphism in Aglaophenia. Univ. California Public. Zool. vol. 3. 1906/07.
[30] Die Tatsachen der folgenden Ausführungen sind entnommen:
K. Goebel. Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biol. Ctrbl. Bo. 30. 1910.
[31] Ch. Darwin. Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden. In: Ch. Darwins gesammelte Werke (übersetzt von J. V. Carus). Bd. 9. Abth. 2. Stuttgart 1877.
R. A. Rolfe. Sexual Forms of Catasetum. Journ. Linn. Soc. Botany. vol. 27. 1891.

Zu Kapitel 4: Zwittertum und Getrenntgeschlechtlichkeit.

[1] Vergl. dazu:
G. C. J. Vosmaer. Porifera in: Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig und Heidelberg. 1887.
[2] W. Görich. Spermatogenese und Oogenese bei den Poriferen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 76. 1904.
[3] W. Weltner. Biologie von Ephydatia usw. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 73. Bd. 1. 1907.
[4] A. Brauer. Entwicklung von Hydra. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 52. 1891.
E. R. Downing. Spermatogenesis of Hydra. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 21. 1905.
R. Hertwig. Knospung und Geschlechtsentwicklung von Hydra fusca. Biol. Ctrbl. Bd. 26. 1906.
O. Steche. Stand unseres Wissens vom Süßwasserpolypen (Hydra). Int.nat. Revue Hydrob. Plankt. Bd. 1. 1908.
E. R. Downing. Ovogenesis of Hydra. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 28. 1909.
E. Frischholz. Genus Hydra. Zool. Annalen. Bd. 3. 1910.
W. Koch. Geschlechtliche Differenzierung von Hydra fusca. Biol. Ctrbl. Bd. 31. 1911.
[5] M. Laurent. Zoophytologie in: Voyage autour du monde sur la corvette „La Bonite". Paris 1844.
[6] H. Lacaze-Duthiers. Histoire naturelle du corail. Paris 1864.
[7] H. de Lacaze-Duthiers. Coralliaires du Golfe du Lion. Alcyonaires. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 8. 1900.
[8] S. J. Hickson. Anatomy of Alcyonium digitatum. Quart. Journ. micr. sc. N. S. vol. 37. 1895.
[9] G. von Koch. Die Gorgoniden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 15. 1887.
H. de Lacaze-Duthiers, zit. in [7].
[10] O. und R. Hertwig. Die Aktinien. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 13. 1879.
D. C. Danielssen. Cerianthus borealis. Bergens Mus. Aarsber. for 1888.
J. Pl. Mc Murrich. Morphology of the Actinozoa. 1. Cerianthus americanus. Journ. of Morph. vol. 4. 1890.
— Actiniaria. pt. I. Ceriantharia. Siboga-Expeditie. XVa. Leiden 1910.
[11] R. Hertwig. Actiniaria. Rep. Chall. Exp. Zool. vol. 6. 1882.
[12] A. Erdmann. Neue Zoantheen. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 19. 1886.
A. C. Haddon and A. M. Shackleton. British Actiniae. pt. II. Zoantheae. Scient. Transact. Roy. Dublin Soc. 2. ser. vol. 4. 1891.
L. J. Wilsmore. Zoantheae from Queensland etc. Journ. Linn. Soc. Zool. vol. 30. 1909.

[13] J. St. Gardiner. Variation and protandry in Flabellum rubrum. Proc. Cambr. Phil. Soc. vol. 11. 1902.
[14] E. T. Browne. Hydromedusae in: The Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes. vol. 2. 1906.
[15] A. G. Mayer. Medusae of the world. Public. Carnegie Instit. 1910.
[16] C. Hartlaub. Eleutheria. Zool. Anz. Bd. 9. 1886.
— Cladonemiden. Zool. Anz. Bd. 10. 1887.
H. Müller. Eibildung bei Cladonemiden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 89. 1908.
[17] N. Kleinenberg. Entstehung der Eier bei Eudendrium. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 35. 1891.
Kr. Bonnevie. Zur Systematik der Hydroiden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 63. 1898.
S. Motz-Kossowska. Hydraires de la Méditerranée occidentale. I. Arch. Zool. exp. génér. 4. sér. tome 3. 1905.
[18] C. Claus. Polypen und Quallen der Adria. I. Acalephen. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 38. 1877.
E. Haeckel. Die Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise und der Organismus der Medusen. Monographie der Medusen. 2. Teil. Jena 1881.
[19] R. von Lendenfeld. Coelenteraten der Südsee. VII. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 47. 1888.
[20] A. Dendy. Reproduction of Geonemertes australiensis. Proc. Roy. Soc. Victoria. vol. 5. 1893.
W. R. Coe. Terrestrial Nemertean of Bermuda. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. vol. 31. 1904.
R. C. Punnett. Arboricolous Nemertean from the Seychelles. Transact. Linn. Soc. London. 2. ser. vol. 12. Zool. 1907.
[21] T. H. Montgomery. Stichostemma Eilhardi. Ztschr. wis. Zool. Bd. 59. 1895.
L. Boehmig. Anatomie und Histologie der Nemertinen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 64. 1898.
[22] G. du Plessis. Hermaphroditisme du Prosorochmus claparedi. Rev. Suisse de Zool. tome 18. 1910.
[23] O. Bürger. Anatomie und Histologie der Nemertinen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 50. 1890.
[24] M. Oxner. Oerstedtia rustica. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 148. 1909.
[25] E. Korschelt. Ophryotrocha puerilis. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 57. 1894.
F. Braem. Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 57. 1894.
[26] F. Hempelmann. Naturgeschichte von Nereis dumerilii. Zoologica. Heft 62. 1911.
[27] A. Heinen. Nephthydeen und Lycorideen der Nord- und Ostsee. Dissert. Kiel 1911.
[28] A. Malaquin. Phases sexuelles et asexuelles de Salmacina dysteri. Zool. Anz. Bd. 37. 1911.
[29] J. Fraipont. Le genre Polygordius. Fauna Flora Neapel. Monogr. 14. 1887.
F. Hempelmann. Morphologie von Polygordius. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 84. 1906.
[30] U. Pierantoni. Protodrilus. Fauna Flora Neapel. Monogr. 31. 1908.
[31] H. P. Johnson. Lycastes quadraticeps, an hermaphrodite Nereid. Biol. Bull. vol. 14. 1908.
[32] H. Eisig. Schwimmblasenähnliches Organ bei Anneliden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 2. 1881.
W. Bergmann. Eibildung bei Anneliden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 73. 1903.
[33] W. A. Haswell. Australian Polychaeta. Proc. Linn. Soc. N.S.-Wales. vol. 10. 1886.
[34] E. Meyer. Körperbau der Anneliden. IV. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 8. 1888.
de Saint-Joseph. Annélides polychètes des côtes de Dinard. 3. partie. Annal. Scienc. natur. Zool. 7. sér. tome 17. 1894.
[35] L. H. Gregory. Hermaphroditism in Sabella. Biol. Bull. vol. 9. 1905.
[36] H. Heath. Gonad in certain species of Chiton. Zool. Anz. Bd. 32. 1908.
[37] J. F. Gemmill. Hermaphroditism in the Limpet (Patella). Anat. Anz. Bd. 12. 1896.
[38] P. Pelseneer. L'Hermaphroditisme chez les Mollusques. Arch. de Biol. tome 14. 1896.
[39] J. Thiele. Anatom.-syst. Untersuchungen einiger Gastropoden. Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped. Bd. 7. 1904.
— Anatomie von Bathysciadium usw. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. vol. 52. 1908.
[40] F. Bernard. Valvata piscinalis. Bull. Scient. France et Belg. tome 22. 1890.
[41] J. H. Orton. Protandric hermaphroditism in Crepidula fornicata. Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. vol. 81. 1909.
[42] H. Weisensee. Geschlechtsverhältnisse und Geschlechtsapparat bei Anodonta. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 115. 1916.
[43] G. Lefevre and W. C. Curtis. Reproduction of fresh-water mussels. Bull. Bur. Fish. vol. 30. 1912.
[44] T. Southwell. Conditions on the pearl banks. Ceylon Mar. Biol. Rep. pt. 5. Colombo 1911.
[45] J. L. Kellogg. Morphology of Lamellibranchiate Mollusks. Bull. Unit. Stat. Fish. Comm. vol. 10, for 1890. 1892.
P. Pelseneer. Lamellibranches. Siboga-Expeditie. Monogr. 53 a. Leiden 1911.
[46] R. T. Jackson. Phylogeny of the Pelecypoda. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 4. 1890.
G. A. Drew. Giant scallop (Pecten tenuicostatus). Univ. Maine Stud. Nr. 6. 1906.
P. Pelseneer, zit. in [45].
[47] P. Pelseneer, zit. in [45].
[48] H. Stauffacher. Cyclas cornea. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 28. 1893.

[49] A. H. Cooke. Molluscs. Cambridge Natural History. vol. 3. 1895.
[50] C. Grobben. Morphologie und Anatomie der Tridacniden. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 55. 1898.
[51] H. Prouho. Loxosoma annelidicola. Arch. Zool. exp. génér. 2. sér. tome 9. 1891.
W. S. Nickerson. Loxosoma Davenporti. Journ. of Morph. vol. 17. 1901.
[52] L. Cuénot. Étude anatom. des Astérides. Arch. Zool. exp. génér. 2. sér. tome 5bis (Suppl.). 1887.
P. Buchner. Hermaphrodite Seesterne. Zool. Anz. Bd. 38. 1911.
G. Retzius. Hermaphroditismus bei Asterias rubens. Biol. Untersuch. N. F. Bd. 16. 1911.
[53] L. Cuénot. Echinodermes. 3. Hermaphroditisme d'Asterina gibbosa. Zool. Anz. Bd. 21. 1898.
[54] L. Cuénot. Études morphol. sur les Echinodermes. Arch. de Biol. tome 11. 1891.
A. Russo. Embriologia dell'Amphiura squamata. Atti Acc. Sc. fis. mat. 2. ser. vol. 5. 1893.
[55] H. Théel. Hermaphroditism in Holothurids. Bih. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 27. 1901.
[56] H. Ludwig. Holothurien. Hamburger Magalhaens. Sammelreise. 1898.
A. Ackermann. Anatomie und Zwittrigkeit der Cucumaria laevigata. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 72. 1902.
[57] L. Cuénot, zit. in [54].
H. L. Clark. Synapta vivipara. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. vol. 5. 1898.
[58] H. Ludwig, zit. in [56].
[59] Vergl. dazu etwa: M. Caullery. Liriopsidae. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 18. 1906—08.
[60] J. F. Bullar. Generative organs of the parasitic Isopods. Journ. of Anat. Physiol. vol. 11. 1877.
P. Mayer. Hermaphroditismus bei Isopoden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 1. 1878.
[61] Th. Spitschakoff. Lysmata seticaudata. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 100. 1912.
[62] E. Wasmann. Termitoxenia. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 67, 70. 1900, 1901. — Verh. 5. Internat. Zool.-Congr. Berlin 1901.
J. Assmuth. Termitoxenia. Nova Acta Leop.-Carol. Halle. Bd. 98. 1913.
[63] P. Mayer, zit. in [60].
[64] G. Leichmann. Naturgeschichte der Isopoden. Bibl. Zool. Heft 10. 1891.
[65] C. Ishikawa. Eggs in the testis of Gebia. Zool. Anz. Jahrg. 14. 1891.
[66] E. Schoenemund. Biologie und Morphologie einiger Perla-Arten. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 34. 1912.
[67] H. Bernard. Hermaphroditismus bei Phyllopoden. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 25. 1891.
— Hermaphroditism among the Apodidae. Ann. Mag. Nat. Hist. 6. ser. vol. 17. 1896.
N. von Zograf. Phyllopodenstudien. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 86. 1907.
[68] O. Nebeski. Amphipoden der Adria. Arb. Zool. Inst. Wien. tom. 3. 1880.
A. Della Valle. Gammarini. Fauna Flora Neapel. Monogr. 20. 1893.
G. Smith. Rhizocephala. Fauna Flora Neapel. Monogr. 29. 1906.
Ch. L. Boulenger. Hermaphroditism of the Amphipod, Orchestia deshayesii. Proc. Zool. Soc. London for 1908. pt. I.
[69] v. La Valette St. George. Zwitterbildung beim Flußkrebs. Arch. mikr. Anat. Bd. 39. 1892.
Ch. Garnier. Hermaphroditisme d'Astacus fluviatilis. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. tome 53. 1901.
[70] G. Herrmann. Spermatozoides chez les Décapodes. Bull. Scient. France et Belg. tome 22. 1890.
[71] H. Blanc. Anatomie et Physiologie de l'appareil sexuel mâle des Phalangides. Dissert. Freiburg 1880.
J. C. C. Loman. Bijdrage tot de Anatomie der Phalangiden. Dissert. Amsterdam 1881. (Zool. Anz. Jahrg. 3. 1880.)
H. W. de Graaf. Sur la construction des organes génitaux des Phalangiens. Leiden 1882. (Zool. Anz. Jahrg. 3. 1880.)
R. Rössler. Anatomie der Phalangiden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 36. 1882.
H. Bösenberg. Spermatogenese bei den Arachnoiden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 21. 1905.
[72] J. Mac Leod. Intestin antérieur des Arachnides. Bull. Acad. Roy. Belg. 3. sér. tome 8. 1884.
[73] R. Heymons. Hermaphrod. Anlage der Sexualdrüsen beim Männchen von Phyllodromia. Zool. Anz. Jahrg. 13. 1890.
[74] F. Nansen. A proterandric hermaphrodite (Myxine glutinosa) amongst the Vertebrates. Bergens Mus. Aarsber. for 1887.
[75] Dufossé. Hermaphroditisme chez certains Vertébrés. Ann. Scienc. natur. Zool. 4. sér. tome 5. 1856.
P. Stephan. Hermaphroditisme chez les Vertébrés. Ann. Fac. Scienc. Marseille. tome 12. 1902.
[76] J. Mac Leod. Appareil reproducteur femelle des Téléostéens. Arch. de Biol. tome 2. 1881.
[77] J. Mac Leod, zit. in [76].
P. Stephan, zit. in [75].
[78] P. Stephan. Hermaphroditisme de certains poissons. Compt. Rend. Assoc. franç. Avanc. Scienc. Ajaccio 1901. 2. partie. Paris 1902.
W. Felix. Entwicklung der Keimdrüsen der Teleostier. In: O. Hertwigs Handbuch Entw.lehre Wirbeltiere. 3. Bd. 1. Teil. Jena 1906.

[79] Dufossé, zit. in [75].
S. Syrski. Geschlechtsorgane von Knochenfischen. Kosmos. Jahrg. 1. Lemberg 1876. (Referat in: Jahresber. Fortschr. Anat. Physiol. Bd. 5. 1878.
J. Brock. Geschlechtsorgane der Knochenfische Morph. Jahrb. Bd. 4. 1878.
P. Stephan, zit. in [75].

[80] M. Weber. Hermaphroditismus bei Fischen. Nederl. Tijdschr. Dierk. Jahrg. 5. 1884; Tijdschr. Nederl. Dierk Ver. 2. ser. Deel 1. 1887.
G. B. Howes. Hermaphrodite genitalia of the codfish (Gadus morrhua). Journ. Linn. Soc. London. vol. 23. 1891.
H. Ch. Williamson. Hermaphroditism in the cod (Gadus callarias). 28. Ann. Rep. Fish. Board for Scotland. pt. 3. Scient Invest. 1911.

[81] E. Pflüger. Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Arch. ges. Physiol. Bd. 29. 1882.
W. Schmitt-Marcel. Pseudo-Hermaphroditismus bei Rana temporaria. Arch. mikr. Anat. Bd. 72. 1908.
S. Kuschakewitsch. Keimdrüsen von Rana esculenta. Festschr. Rich. Hertwig. Bd. 2. Jena 1910.

[82] F. Friedmann. Rudimentäre Eier im Hoden von Rana viridis. Arch. mikr. Anat. Bd. 52. 1898.
R. Meyns. Transplantationen von Keimdrüsen bei Anuren. Arch. mikr. Anat. Bd. 79. 1912.

[83] E. Knappe. Das Biddersche Organ. Morph. Jahrb. Bd. 11. 1886.
R. Hertwig. Sexualitätsproblem. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 16. Vers. 1906.
S. J. Ognew. Histologie des Bidderschen Organs der Kröten. Arch. mikr. Anat. Bd. 71. 1908.
H. D. King. Structure and development of Bidders organ in Bufo. Journ. of Morph. vol. 19. 1908.
— Anomalies in the genital organs of Bufo. Americ. Journ. Anatomy. vol. 10. 1910.
S. Kuschakewitsch, zit. in [81].

[84] R. Leuckart. Die menschlichen Parasiten. Bd. 2. Leipzig 1876.
von Linstow. Genus Angiostomum. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 51. Bd. 1. 1885.
E. Maupas. Reproduction des Nématodes. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 8. 1900.

[85] R. Leuckart. Bau und Lebensgeschichte der Nematoden. Abh. Sächs. Gesellsch. Wiss. Math.-phys. Kl. Bd. 13. 1887.

[86] O. zur Strassen. Bradynema rigidum. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 54. 1892.

[87] L. Calvet. Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires ectoproctes marins. Thèse de Paris. Montpellier 1900.
A. Robertson. Embryology and embryonic fission in the Genus Crisia. Univ. Calif. Publ. Zool. vol. 1. 1903.

[88] E. Maupas, zit. in [84].

[89] Vergl. dazu beispielsweise:
Th. H. Montgomery. Successive, protandric and proterogynic hermaphroditism in animals. Americ. Natural. vol. 29. 1895.

[90] L. Böhmig. Tricladenstudien. I. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 81. 1906.

[91] D. Rywosch. Geschlechtsverhältnisse der Microstomiden. Zool. Anz. Jahrg. 10. 1887.

[92] G. Dorner. Turbellarienfauna der Binnengewässer Ostpreußens. Schrift. Phys. Ök. Gesellsch. Königsberg. Jahrg. 43. 1902.

[93] T. Odhner. Anatomie der Didymozoen. Zool. Stud. Tullberg. Uppsala 1907.

[93a] G. Jegen. Collyriclum faba. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 117. 1918.

[94] G. Fritsch. Anatomie der Bilharzia haematobia. Arch. mikr. Anat. Bd. 31. 1888.
A. Looss. Anatomie und Histologie der Bilharzia haematobia. Arch. mikr. Anat. Bd. 46. 1895.
— Faune parasitaire de l'Égypte. I. Mém. Inst. Égypt. tome 3. 1896.

[95] T. Odhner. Zum natürlichen System der digenen Trematoden. Zool. Anz. Bd. 41. 1913.

[96] O. Fuhrmann. Ein getrennt geschlechtlicher Cestode. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 20. 1904.

[97] W. Michaelsen. Tunicaten. Ergebn. Hamburger Magalh. Sammelreise. Bd. 1. 1907.
M. Caullery. Synascidies du genre Colella. Bull. Scient. France et Belg. tome 42. 1909.
R. Hartmeyer. Ascidien. Deutsche Südpolar-Expedition. Bd. 12. 1911.

[98] M. Caullery. Ascidies composées. Bull. Scient. France et Belg. tome 27. 1895.

[99] H. Fol. Appendiculaires du détroit de Messine. Mém. Soc. Phys. d'Hist. Nat. Genève. tome 21. 1871.

[100] E. Maupas. Reproduction des Nématodes. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 8. 1900.
F. A. Potts. Free-living Nematodes. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 55. 1910.

[101] Vergl. hierzu besonders:
M. Nussbaum. Anatomische Studien an kalifornischen Cirripedien. Bonn 1890.
A. Gruvel. Cirrhipèdes. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 1. 1893.
Revision des Cirrhipèdes. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris. 4. sér. tome 6. 1904.

[102] C. Claus und K. Grobben. Lehrbuch der Zoologie. 2. Aufl. Marburg 1910.

[103] Ch. Darwin. A monograph of the sub-class Cirripedia. The Lepadidae, London 1851; The Balanidae etc., London 1854.
P. P. C. Hoek. Anatomie der Cirripedien. Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. Deel 6. 1885.
Cirripedia. Siboga-Expeditie. Monogr. 31a. Leiden 1907.

[104] C. W. S. Aurivillius. Studien über Cirripedien. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 26. 1894.
W. Berndt. Biologie und Anatomie von Alcippe lampas. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 74. 1903.
— Studien an bohrenden Cirripedien. Arch. Biontologie. Bd. 1. 1906.
[105] O. le Roi. Dendrogaster. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 86. 1907.
[106] Ch. Darwin, zit. in [103].
P. P. C. Hoek (1885), zit. in [103].
A. Gruvel. Mâle complémentaire du Scalpellum vulgare. Arch. de Biol. tome 16. 1900.
— Cirrhipèdes. Expéd. Scient. Travailleur et Talisman. Paris 1902.
N. Annandale. Indian barnacles of the subgenus Smilium. Records Indian Mus. vol. 5. 1910.
[107] Diese Ableitung durchgeführt bei:
P. P. C. Hoek (1885), zit. in [103].
A. Gruvel (1902), zit. in [106].
[108] A. Gruvel (1902), zit. in [106].
[109] F. H. Stewart. Post-larval development and minute anatomy in Scalpellum and Ibla. Mem. Indian. Mus. vol. 3. 1911.
[110] Primären Gonochorismus der Cirripedien vertreten grundsätzlich:
Yves Delage. Evolution de la Sacculine. Arch. Zool. exp. génér. 2. sér. tome 2. 1884.
E. Maupas, zit. in [100].
G. Smith. Rhizocephala. Fauna Flora Neapel. Monogr. 29. 1906.
[111] U. Pierantoni. Protodrilus. Fauna Flora Neapel. Monogr. 31. 1908.
[112] A. Mrázek. Geschlechtsverhältnisse und Geschlechtsorgane von Lumbriculus variegatus. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 23. 1907.
[113] M. Uljanin. Le genre Sagitella. Arch. Zool. exp. génér. tome 7. 1878.
[114] H. Weisensee, zit. in [42].
[115] F. Hempelmann, zit. in [29].
[116] P. Pelseneer, zit. in [45].
[117] E. Maupas, zit. in [100].

Zu Kapitel 5: Über die Eigenart zwittriger Organismen.

[1] L. von Graff. Acoela und Rhabdocoelida. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1904—08.
[2] O. Seeliger. Tunicata. I. Appendicularien und Ascidien. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1893—1911.
Y. Delage et E. Hérouard. Traité de Zoologie concrète. tome 8. Procordés. Paris 1898.
H. de Lacaze-Duthiers. Ascidies simples des côtes de France. 2. partie. Arch. Zool. exp. génér. tome 6. 1877.
— et Y. Delage. Ascidies des côtes de France. Mém. Acad. Scienc. Inst. France. (2. sér.) tome 45. 1899.
[3] M. Caullery et F. Mesnil. Recherches sur les Fecampia. Ann. Fac. Scienc. Marseille. tome 13. 1903.
[4] L. Cognetti de Martiis. Ghiandole ermafroditiche negli Oligocheti. Biologica. vol. 1. 1908.
[5] J. Meisenheimer. Pteropoda. Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped. Bd. 9. 1905.
[6] L. von Graff. Marine Turbellarien Orotavas. II. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 83. 1905.
[7] P. Pelseneer. Opisthobranches. Mém. Cour. Sav. Étrang. Acad. Roy. Belg. tome 53. 1893.
[8] B. Haller. Prosobranchier vom „Vettor Pisani". IV. Morph. Jahrb. Bd. 19. 1893.
[9] G. C. Bourne. Morphology of the Neritacea. I. Neritidae. Proc. Zool. Soc. London for 1908.
[10] J. Meisenheimer. Begattungsvorgang und Eiablage von Helix pomatia. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 25. 1907.
— Die Weinbergschnecke. Monogr. einheim. Tiere. Bd. 4. Leipzig 1912.
[11] E. Zeller. Zur Kenntnis der Polystomen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 27. 1876.
[12] W. R. Coe. Terrestrial Nemertean of Bermuda. Proc. Boston. Soc. Nat. Hist. vol. 31. 1904.
[13] A. Ackermann. Anatomie und Zwittrigkeit der Cucumaria laevigata. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 72. 1902.
[14] H. Théel. Hermaphroditism in Holothurids. Bih. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 27. 1901.
[15] F. Nansen. A proterandric hermaphrodite (Myxine glutinosa) amongst the Vertebrates. Bergens Mus. Aarsber. for 1887.
[16] L. Cuénot. Études morphologiques sur les Échinodermes. Arch. de Biol. tome 11. 1891.
[17] W. Clerc. Cestodes d'oiseaux de l'Oural. III. Ctrbl. Bakt. Paras. I. Abt. Bd. 43. Orig. 1907.
[18] J. F. Babor. Cyclus der Geschlechtsentwicklung der Stylommatophoren. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 4. Vers. 1894.
[19] W. S. Nickerson. Loxosoma Davenporti. Journ. of Morph. vol. 17. 1901.
[20] G. Neumann. Tunicata. III. Thaliacea. 1. Die Pyrosomen. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1909—12.
[21] Y. Delage et E. Hérouard, zit. in [2].
[22] G. Neumann. Doliolum. Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped. Bd. 12. 1906.
[23] W. M. Wheeler. Sexual phases of Myzostoma. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 12. 1897.
F. Maidl. Coelomverhältnisse von Myzostoma. Verh. Zool. bot. Gesellsch. Wien. Bd. 60. 1910.

[24] H. Prouho. Dioïcité et Hermaphroditisme chez les Myzostomes. Zool. Anz. Jahrg. 18. 1895.
[25] J. Beard. Sexual conditions of Myzostoma glabrum. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 13. 1899.
[26] R. von Stummer-Traunfels. Myzostomidae. Nation. Antarct. Exped. Nat. Hist. vol. 4. 1908.
[27] J. H. Orton. Protandric hermaphroditism in the Mollusc Crepidula fornicata. Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. vol. 81. 1909.
[28] E. Wasmann. Termitoxenia. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 67, 70. 1900, 1901.
J. Assmuth. Termitoxenia. Nova Acta Leop.-Carol. Halle. Bd. 98. 1913.
[29] R. Kossmann. Cryptonisciden. Sitz.ber. Akad. Wiss. Berlin 1884.
M. Caullery. Liriopsidae. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 18. 1906—08.
[30] Ch. Pérez. Crioniscus equitans. Bull. Scient. France et Belg. tome 33. 1900.
M. Caullery et F. Mesnil. Hemioniscus balani. Bull. Scient. France et Belg. tome 34. 1901.
[31] F. S. Monticelli. Raphidrilus nemasoma. Archivio Zoologico. vol. 4. 1910.
[32] H. de Lacaze-Duthiers. Organes de la reproduction de l'Ancylus fluviatilis. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome. 7. 1899.
[33] R. Legendre. Notes biologiques sur Acera bullata. Arch. Zool. exp. génér. 4. sér. tome 4. 1905.
[34] P. Fischer. Observations sur les Aplysiens. Ann. Scienc. natur. Zool. 5. sér. tome 13. 1870.
[35] H. A. Meyer und K. Möbius. Fauna der Kieler Bucht. I. Die Hinterkiemer oder Opisthobranchia. Leipzig 1865.
[36] In Beobachtungen von Geoffroy, zit. bei P. Fischer[34], sowie bei
J. Klotz. Geschlechtsapparat von Lymnaeus. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 23. 1888.
[37] A. Brinkmann. Danmarks rhabdocoele og acoele Turbellarier. Vid. Medd. Naturhist. For. Kjoebenhavn. 1906.
[38] Wozu man vergleiche:
A. Burr. Fortpflanzungsgeschichte der Süßwassertricladen. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 33. 1912.
P. Steinmann und E. Bresslau. Die Strudelwürmer (Turbellaria). Monogr. einheim. Tiere. Bd. 5. Leipzig 1913.
[39] J. E. V. Boas. Spolia atlantica. Bidrag til Pteropodernes. Danske Vid. Selsk. Skrift. 6. R. Bd. 4. 1886.
[40] E. Hecht. Étude des Nudibranches. Mém. Soc. Zool. France. tome 8. 1895.
[41] J. Meisenheimer (1907), zit. in [10].
[42] L. von Graff. Rhabdocoelida. In Bronns Kl. u. Ordn. Vermes. Leipzig 1904—08.
[43] A. Looss. Trematoden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 41. 1885.
[44] A. Burr, zit. in [38].
[45] J. Meisenheimer, zit. in [10].
[46] J. Meisenheimer (1912), zit. in [10].
[47] J. Wilhelmi. Tricladen. Fauna Flora Neapel. Monogr. 32. 1909.
[48] E. Sekera. Selbstbefruchtung bei den Rhabdocoeliden. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.
[49] Th. Pintner. Begattungsakt bei Bandwürmern. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 9. 1891.
[50] von Linstow. Helminthologische Mittheilungen. Arch. mikr. Anat. Bd. 48. 1897.
[51] G. Zaddach. Distomum cirrigerum und Dist. isostomum. Zool. Anz. Jahrg. 4. 1881.
[52] A. Gruvel. Cirrhipèdes. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 1. 1893.
Cirrhipèdes. Expéd. Scient. Travailleur et Talisman. Paris 1902.
[53] K. E. von Baer. Selbstbefruchtung einer hermaphroditischen Schnecke. Arch. Anat. Physiol. (J. Müller). Jahrg. 1835.
K. Künkel. Vermehrung und Lebensdauer der Limnaea stagnalis. Nachr.bl. Deutsch. Malakozool. Gesellsch. Jahrg. 40. 1908.
[54] M. Braun. Selbstbesfruchtung bei Zwitterschnecken. Nachr.bl. Deutsch. Malakozool. Gesellsch. Jahrg. 20. 1888.
H. de Varigny. Nanisme expérimental. Journ. de l'Anat. Physiol. année 30. 1894.
M. Nourry. Observations embryogéniques de la Limnaea stagnalis. Compt. Rend. Assoc. Franc. Av. Scienc. 27. sess. 2. partie. 1899.
Ziegeler. Selbstbefruchtung bei Limnaea stagnalis. Wochenschr. Aquar. Terrar.kunde. Jahrg. 5. 1908.
[55] A. Looss. Laurerscher Kanal der Trematoden. Ctrbl. Bakt. Paras. Bd. 13. 1893.
[56] H. S. Pratt. Monocotyle floridana. Carnegie Inst. Washington. Public. Nr. 133. 1910.
[57] K. Künkel. Unbekannter Faktor für die Auffindung eines Vererbungsgesetzes bei den Nacktschnecken. Verh. Gesellsch. Deutsch. Nat.forscher u. Ärzte. 83. Vers. Leipzig 1912.
— Zur Biologie der Lungenschnecken. Heidelberg 1916.
[58] H. Simroth. Selbstbefruchtung bei Lungenschnecken. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 10. Vers. 1900.
[59] J. Assmuth, zit. in [28].
[60] H. Prouho. Histoire des Bryozoaires. Arch. Zool. exp. génér. 2. sér. tome 10. 1892.
F. Braem. Geschlechtliche Entwicklung von Plumatella fungosa. Zoologica. Heft 23. 1897.
L. Calvet. Histoire naturelle des Bryozoaires ectoproctes marins. Thèse de Paris. Montpellier 1900.

[61] J. F. Gemmill. Hermaphroditism in the Limpet (Patella). Anat. Anz. Bd. 12. 1896.
[62] G. W. Tannreuther. Germ cells of Hydra. Biol. Bull. vol. 16. 1909.
[63] S. Gutherz. Selbst- und Kreuzbefruchtung bei solitären Ascidien. Arch. mikr. Anat. Bd. 64. 1904.
T. H. Morgan. Self-fertilization induced by artificial means. Journ. exper. Zool. vol. 1. 1904.
[64] W. E. Castle. Early development of Ciona intestinalis. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. vol. 27. 1896.
S. Gutherz, zit. in [63].
T. H. Morgan. Cross- and self-fertilization in Ciona intestinalis. Arch. Entw.mech. Bd. 30. Teil II. 1910.
[65] F. A. Potts. Free-living Nematodes. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 55. 1910.

Zu Kapitel 6: Die primitiven Begattungsformen.

[1] B. Friedländer. Über den sog. Palolowurm. Biol. Ctrbl. Bd. 18. 1898.
A. G. Mayer. Atlantic Palolo. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. vol. 36. 1900.
A. Izuka. Japanese Palolo, Ceratocephale osawai. Journ. Coll. Sci. Japan. vol. 17. 1903.
[2] H. Eisig. Ichthyotomus sanguinarius. Fauna Flora Neapel. Monogr. 28. 1906.
[3] H. Eisig. Capitelliden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 16. 1887.
[4] F. Hempelmann. Morphologie von Polygordius. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 84. 1906.
[5] U. Pierantoni. Protodrilus. Fauna Flora Neapel. Monogr. 31. 1908.
[6] J. Fraipont. Le genre Polygordius. Fauna Flora Neapel. Monogr. 14. 1887.
[7] L. Fage. Organes segmentaires des Annélides polychètes. Ann. Scienc. natur. Zool. 9. sér. tome 3. 1906.
[8] W. Mc M. Woodworth. The Palolo Worm, Eunice viridis. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. vol. 51. 1907.
[9] E. Sekera. Viviparität der Sommertiere bei den Eumesostominen. Zool. Anz. Bd. 28. 1905.
[10] U. Drago. Nuova specie d'Enchitreide (Pachydrilus catanensis). Ric. Lab. Anat. Norm. Roma. vol. 7. 1899/1900.
[11] U. Pierantoni. L'ovidutto e la emissione delle uova nei Tubificidi. Archivio Zoologico. vol. 1. 1903.
[12] G. Stiasny. Lebensweise von Balanoglossus clavigerus. Zool. Anz. Bd. 35. 1910.
[13] H. Fol. Appendiculaires du détroit de Messine. Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Génève. tome 21. 1871.
O. Seeliger. Tunicata (Appendicularien). In: Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1893ff.
[14] O. Bürger. Nemertini. In: Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1897—1907.
[15] H. Ludwig und O. Hamann. Echinodermen (Seelilien). In: Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1907.
A. Reichensperger. Drüsen bei Crinoiden Zool. Anz. Bd. 33. 1908.
[16] O. Seeliger, zit. in [13].
[17] M. Rietsch. Sternaspis scutata. Ann. Scienc. natur. Zool. 6. sér. tome 13. 1882.
F. Veidovsky. Anatomie, Physiologie und Entwicklung von Sternaspis. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 43. 1882.
[18] H. Théel. Holothurioidea. Rep. Chall. Exp. Zool. vol. 4. 1882.
[19] O. Hamann. Histologie der Echinodermen. 3. Teil. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 21. 1887.
[20] H. Prouho. Dorocidaris papillata. Arch. Zool. exp. génér. 2. sér. tome 5. 1887.
[21] Ch. L. Edwards. Holothurioidea. I. Cucumaria frondosa. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 29. 1910.
[22] H. Ludwig. Echinodermen (Seewalzen). In: Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1889—92.
[23] Ch. W. Hargitt. Spawning habits of Hydroides. Americ. Natural. vol. 44. 1910.
[24] T. H. Morgan. Self-fertilization induced by artificial means. Journ. exper. Zool. vol. 1. 1904.
[25] O. Seeliger. Entwicklungsgeschichte der Crinoiden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 6. 1893.
[26] J. H. Gerould. Development of Phascolosoma. Arch. Zool. exp. génér. 4. sér. tome 2. 1904.
[27] H. Heath. Breeding habits of Chitons. Zool. Anz. Bd. 29. 1906.
[28] N. Yatsu. Development of Lingula.. Journ. Coll. Sci. Japan. vol. 17. 1902.
[29] M.M. Metcalf. Embryology of Chiton. Hopk. Univ. Circ. vol. 11. Nr. 97. 1892.
[30] A. Robert. Développement des Troques. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 10. 1902.
[31] J. F. zur Loye. Anatomie von Spirorbis borealis. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 26. 1908.
[32] H. Lacaze-Duthiers. Anatomie et embryogénie des Vermets. Ann. Scienc. natur. Zool. 4. sér. tome 13. 1860.
[33] G. Lefevre et W. C. Curtis. Reproduction and artificial propagation of fresh-water mussels. Bull. Bureau Fish. vol. 30. Washington 1912.
[34] H. Lacaze-Duthiers. Histoire naturelle du corail. Paris 1864.
[35] O. Carlgren. Brutpflege der Aktiniarien. Biol. Ctrbl. Bd. 21. 1901.
[36] O. Bürger, zit. in [14].
[37] L. Plate. Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zool. Jahrb. Suppl. 5. 1901.
[38] W. R. Coe. Terrestrial Nemertean of Bermuda. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. vol. 31. 1904.
[39] A. Dendy. Reproduction of Geonemertes. Proc. Roy. Soc. Victoria. vol. 5. 1893.

[40] Nach Willcox aus: H. Simroth. Gastropoda prosobranchia. In: Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1896—1907.
[41] H. Ludwig. Entwicklungsgeschichte der Asterina gibbosa. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 37. 1882.
[42] Bell. Zool. Anz. Bd. 24. 1901.
[43] C. F. Jickeli. Über einen der Begattung ähnlichen Vorgang bei Comatula. Zool. Anz. Jahrg. 1884.
O. Seeliger. Entwicklungsgeschichte der Crinoiden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 6. 1893.
[44] P. P. C. Hoek. Pycnogonida. Rep. Chall. Exp. Zool. vol. 3. 1881.
L. J. Cole. Habits of Pycnogonids. Biol. Bull. vol. 2. 1901.
J. C. C. Loman. Biolog. Beobachtungen an einem Pantopoden. Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. 2. ser. Deel 10. 1908.
[45] S. Lockwood. The horse foot crab. Americ. Natural. vol. 4. 1870.
J. S. Kingsley. Embryology of Limulus. Journ. of Morphol. vol. 7. 1892.
[46] P. Kammerer. Bastardierung von Flußbarsch und Kaulbarsch. Arch. Entw.mech. Bd. 23. 1907.
[47] J. Heckel und R. Kner. Die Süßwasserfische der österreichischen Monarchie. Leipzig 1858.
[48] Nach Carl Vogt, zit. in: Brehms Tierleben. 4. Aufl. Fische (O. Steche). Leipzig 1914.
[49] E. W. L. Holt. Breeding of the dragonet (Callionymus lyra). Proc. Zool. Soc. London for 1898.
[50] P. Carbonnier. Callichthys fasciatus. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 91. 1880.
A. Reitz. Callichthys punctatus. Blätt. Aquar. Terr.kunde. Jahrg. 21. 1910.
[51] C. D. Reeves. Breeding habits of the rainbow darter (Etheostoma coeruleum). Biol. Bull. vol. 14. 1908.
[52] H. H. Newman. Spawning behavior and sexual dimorphism in Fundulus. Biol. Bull. vol. 12. 1907.
— Contact organs in the Killifishes of Woods Hole. Biol. Bull. vol. 17. 1909.
[53] Brehms Tierleben. 4. Aufl. Fische (O. Steche). Leipzig und Wien 1914.
[54] J. Reighard. Breeding habits of the horned dace. Bull. Bureau Fish. vol. 28. pt. 2. Washington 1910.
[55] F. Fanzago in den Atti Soc. Veneto-Trent. Sc. Nat. Padova 1874. (Zitiert nach F. Guitel. Entelurus aequoreus. Arch. Zool. exp. génér. 4. sér. tome 9. 1908. Notes.
A. Skell. Fortpflanzungsgeschäft des Seepferdchens. Blätt. Aquar. Terr.kunde. Jahrg. 16. 1905.
[56] A. Lafont. Faune de la Gironde. Act. Soc. Linn. Bordeaux. tome 28. 1871.
E. W. Gudger. Breeding habits etc. of the pipefish, Siphostoma floridae. Proc. Unit. Stat. Nation. Mus. vol. 29. 1906.
[57] B. G. Smith. Life history and habits of Cryptobranchus. Biol. Bull. vol. 13. 1907.
[58] A. J. Rösel von Rosenhof. Die natürliche Historie der Frösche hiesigen Landes (Historia naturalis Ranarum nostratium). Nürnberg 1758.
Spallanzanis Versuche über die Erzeugung der Thiere und Pflanzen. Leipzig 1786.
[59] N. Miller. The american toad (Bufo lentiginosus americanus). Americ. Natural. vol. 43. 1909.
[60] E. J. Bles. Life-history of Xenopus laevis. Transact. Roy. Soc. Edinburgh. vol. 41. 1905.
[61] F. Guitel. Moeurs du Gobius minutus. Arch. Zool. exp. génér. 2. sér. tome 10. 1892.
— Moeurs du Gobius Ruthensparri. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 3. 1895.
[62] F. C. Noll. Gewohnheiten und Eierlegen des Bitterlings. Zool. Garten. Jahrg. 18. 1877.
A. Olt. Lebensweise und Entwicklung des Bitterlings. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 55. 1893.
[63] M. Caullery et A. Lavallée. Fécondation et développement de l'oeuf des Orthonectides. I. Rhopalura. Arch. Zool. exp. génér. 4. sér. tome 8. 1908.
[64] F. Brauer. Phyllopoden. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 65. Abth. 1. 1872.
A. S. Packard. A monograph of the Phyllopod Crustacea of North America. 12. Annual Rep. U. St. Geol. Survey. 1883.
[65] A. della Valle. Gammarini. Fauna Flora Neapel. Monogr. 20. 1893.
G. C. Embody. Distribution, food and reproductive capacity of some fresh-water Amphipods. Int.nat. Revue Hydrob. Plankt. Biol. Suppl. 3. Série. 1911/12.
[66] A. Weismann. Naturgeschichte der Daphnoiden. VI. Samenbildung und Begattung. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 33. 1879.
[67] F. Silvestri. Biolog. Studien an südamerikanischen Termiten. Allg. Ztschr. Entomol. Bd. 7. 1902.
[68] A. de l'Isle. Moeurs et l'accouchement de l'Alytes. Ann. Scienc. natur. Zool. 6. sér. tome 3. 1876.
G. A. Boulenger. L'accouplement et la ponte de l'Alyte accoucheur. Bull. Acad. Roy. Belg. 1912.
[69] J. S. Budgett. Batrachians of the Paraguyan Chaco etc. In: The work of J. S. Budgett. Cambridge 1907. (Auch in: Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 42. 1899.)
[70] M. Siedlecki. Zur Kenntnis des javanischen Flugfrosches. Biol. Ctrbl. Bd. 29. 1909.
[71] H. Eisig. Capitelliden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 16. 1887.

[72] E. Hering. Generationsorgane des Regenwurms. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 8. 1857.
P. Fraisse. Spermatophoren bei Regenwürmern. Arb. Zool. Inst. Würzburg. Bd. 5. 1879.
E. Vogt und E. Yung. Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Bd. 1. Braunschweig 1888.
R. Hesse. Zur vergleich. Anatomie der Oligochaeten. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 58. 1894.
E. A. Andrews. Conjugation of the brandling. Americ. Natural. vol. 29. 1895.
K. Foot. Cocoons and eggs of Allolobophora. Journ. of Morph. vol. 14. 1898.
K. Foot and E. Ch. Strobell. Further notes on the cocoons of Allolobophora. Biol. Bull. vol. 3. 1902.
[73] B. G. Smith. Spermatophores of Ambystoma punctatum. Biol. Bull. vol. 17. 1909.
A. H. Wright and A. A. Allen. Early breeding habits of Amblystoma. Americ. Natural. vol. 43. 1909.
[74] E. O. Jordan. Spermatophores of Diemyctylus. Journ. of Morph. vol. 5. 1891.
E. Zeller. Über Triton viridescens. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg. Jahrg. 47. 1891.
[75] E. Zeller. Samenträger und Kloakenwulst der Tritonen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 79. 1905.
[76] E. Zeller. Befruchtung bei den Urodelen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 49. 1890.
— Berichtigung, betreffend die Samenaufnahme der weiblichen Tritonen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 51. 1891.
[77] J. von Bedriaga. Begattung bei einigen geschwänzten Amphibien. Zool. Anz. Jahrg. 5. 1882.
[78] R. Hesse und F. Doflein. Tierbau und Tierleben. Bd. 1. Leipzig/Berlin 1910.
[79] E. Zeller. Copulationsakt von Salamandra maculosa. Zool. Anz. Jahrg. 14. 1891.
W. van Leeuwen. Aufnahme der Spermatophoren bei Salamandra maculosa. Zool. Anz. Bd. 31. 1907.
[80] J. P. Schtschelkanowzew. Bau der männlichen Geschlechtsorgane von Chelifer und Chernes. Festschr. 60. Geburtstag R. Hertwigs. Bd. 2. Jena 1910.
[81] H. W. Kew. Pairing of Pseudoscorpiones. Proc. Zool. Soc. London for 1912. pt. I.

Zu Kapitel 7: Die unechten Begattungsorgane und ihre Betätigung.

[1] A. Bonnet. Anatomie comparée et développement des Ixodidés. Ann. Univ. Lyon. N. S. fasc. 20. 1907.
K. Samson. Anatomie und Biologie von Ixodes ricinus. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 93. 1909.
[2] K. W. Verhoeff. Physiologische Bedeutung der Glomeriden-Telopoden. Biol. Ctrbl. Bd. 36. 1916.
[3] O. J. Lie-Pettersen. Biologisches über norwegische Collembola. Bergens Mus. Aarbog. 1899.
[4] R. Heymons. Biolog. Beobachtungen an asiatischen Solifugen. Anhang Abh. Akad. Wiss. Berlin 1901. 1902.
[5] A. D. Michael. Internal anatomy of the Gamasinae. Transact. Linn. Soc. London. 2. ser. vol. 5. Zool. 1892.
[6] F. Koenike. Seltsame Begattung unter den Hydrachniden. Zool. Anz. Jahrg. 14. 1891.
R. Piersig. Deutschlands Hydrachniden. Zoologica. Heft 22. 1897/1900.
[7] W. Giesbrecht. Pelagische Copepoden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 19. 1892.
O. Schmeil. Deutschlands freilebende Süßwasser-Copepoden. I—III. Bibl. Zool. Heft 11 (1892), Heft 15 (1893), Heft 21 (1896).
E. Wolf. Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 22. 1905.
[8] K. W. Verhoeff. Über Diplopoden. Jahr.hefte Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg. Jahrg. 66. 1910.
[9] L. Fabre. Organes reproducteurs et développement des Myriapodes. Ann. Scienc. natur. Zool. 4. sér. tome 3. 1855.
O. vom Rath. Fortpflanzung der Diplopoden. Ber. Nat.forsch. Gesellsch. Freiburg. Bd. 5. 1891.
C. Graf Attems. Copulationsfüße der Polydesmiden. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 103. Abt. 1. 1894.
[10] R. Latzel. Die Myriopoden der österreichisch-ungarischen Monarchie. II. Wien 1884.
O. vom Rath, zit. in [9].
C. Graf Attems. Die Myriopoden Steiermarks. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 104. Abt. 1. 1895.
K. W. Verhoeff. Über Diplopoden. Juliden-Gonopoden. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 1903. Bd. I.
[11] H. J. Hansen and W. Sörensen. On two orders of Arachnids. Cambridge 1904.
[12] A. Karpinski. Bau des männlichen Tasters und Begattung bei Dictyna. Biol. Ctrbl. Bd. 1. 1881/82.
W. Wagner. Copulationsorgane des Männchens als Criterium für die Systematik der Spinnen. Horae Soc. Entomol. Ross. tome 22. 1888.
A. W. M. van Hasselt. Palpe des Araignées mâles. Tijdschr. Entom. Deel 32. 1889.
C. Warburton. Arachnida. In: Cambridge Natural History. vol. 4. 1909.

[13] A. Osterloh. Copulationsapparat einiger Spinnen. Ztschr. wiss. Zool. 1921.
[14] A. Menge. Über die Lebensweise der Arachniden. Neueste Schrift. Nat.forsch. Gesellsch. Danzig. Bd. 4. 1851.
Dönitz. Copulation von japanischen Spinnen. Sitz.ber. Gesellsch. Nat. Freunde Berlin. Jahrg. 1886.
Th. H. Montgomery. Habits of spiders. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. vol. 55. 1903.
— Further studies on the activities of Araneads. II. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. vol. 61. 1909.
A. Petrunkevitch. Sense of sight, courtship and mating in Dugesiella. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 31. 1911.
[15] Vergl. dazu vor allem: Th. H. Montgomery, 1903, zit. in [14].
[16] U. Gerhardt. Copulation einheimischer Epeiriden. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 31. 1911.
[17] T. H. Järvi. Morphologie der Vaginalorgane einiger Lycosiden. Festschr. Palmén. Bd. 1. Helsingfors 1905/07.
V. von Engelhardt. Weibliche Kopulationsorgane einiger Spinnen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 96. 1910.
T. H. Järvi. Das Vaginalsystem der Sparassiden. I. Allgem. Teil. Helsingfors 1912.
A. Osterloh, zit. in [13].
[18] A. Karpinski, zit. in [12].
Dönitz, zit. in [14].
A. W. M. van Hasselt, zit. in [12].
Th. H. Montgomery (1903), zit. in [14].
U. Gerhardt, zit. in [16].
A. Petrunkevitch, zit. in [14].
L. Berland, Accouplement des Araignées. Arch. Zool. exp. génér. 5. sér. tome 9. 1911/12.
A. Osterloh, zit. in [13].
[19] Ph. Bertkau. „Begattungszeichen" bei Spinnen. Zool. Anz. Jahrg. 12. 1889.
F. Dahl. Abgebrochene Copulationsorgane männlicher Spinnen im Körper der Weibchen. Sitz.ber. Gesellsch. Nat. Freunde Berlin. 1902.
[20] J. Ingenitzky. Begattungsorgane der Libelluliden. Zool. Anz. Jahrg. 16. 1893.
H. W. van der Weele. Morphologie und Entwicklung der Gonapophysen der Odonaten. Tijdschr. Entom. Deel 49. 1906.
O. S. Thompson. Appendages of the second abdominal segment of male dragon flies. New York State Mus. 61. annual rep. vol. 2. 1907.
P. Backhoff. Entwicklung des Copulationsapparates von Agrion. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 95. 1910.
E. M. Walker. North American dragon-flies of the genus Aeshna. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 1912.
C. Wesenberg-Lund. Odonaten-Studien. Int.nat. Revue Hydrob. Plankt. Bd. 6. 1913.
— Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten. Fortschr. Naturwiss. Forsch. Bd. 8. 1913.
E. Schmidt. Morphologie des 2. und 3. Abdominalsegmentes bei männlichen Libellen. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 39. 1916.
F. Hornberger. Die Copula der Aeschna cyanea. Jen. Zeitschr. Nat. wiss. Bd. 55. 1918.
[21] Eine genaue Zusammenstellung darüber bei:
W. E. Hoyle. Presidential Adress. Rep. 77. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sci. 1908.
[22] A. Lafont. Fécondation des Mollusques Céphalopodes. Ann. Scienc. Natur. Zool. 5. sér. tome 11. 1869.
E. Vogt und E. Yung. Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Bd. I. Braunschweig 1888.
E.-G. Racovitza. Moeurs et reproduction de la Rossia. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 2. 1894.
G. Jatta. Cefalopodi. Fauna Flora Neapel. Monogr. 23. 1896.
W. Marchand. Studien über Cephalopoden. I. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 86. 1907.
C. Chun. Die Cephalopoden. I. Teil. Oigopsida. Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped. Bd. 18. 1910.
G. A. Drew. Sexual activities of the squid, Loligo pealii. Journ. of Morph. vol. 22. 1911.
J. Steenstrup. Die Hectocotylenbildung bei Argonauta usw. Arch. Nat. gesch. Jahrg. 22. Bd. I. 1856.
E.-G. Racovitza. Accouplement et fécondation chez l'Octopus. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 2. 1894.
G. Jatta, zit. in [22].
[23] J.-B. Vérany et C. Vogt. Les hectocotyles et les mâles de quelques Céphalopodes. Ann. Scienc. Natur. Zool. 3. sér. vol. 17. 1852.
H. Müller. Männchen von Argonauta und die Hectocotylen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 4. 1853.
R. Leuckart. Zoologische Untersuchungen. Heft 3. 1854.
J. Steenstrup, zit. in [23].

J. Kollmann. Die Cephalopoden in der zoolog. Station des Dr. Dohrn. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 26. 1876.
L. Joubin. Voyage de la goëlette Melita etc. Céphalopodes. Mém. Soc. Zool. France. tome 6. 1893.
G. Jatta, zit. in [22].
W. E. Hoyle, zit. in [21].
[25] Owen. Characters of the male Spirula. Proc. Zool. Soc. London for 1880.
[26] W. Th. Meyer. Anatomie von Opisthoteuthis depressa. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 85. 1907.
[27] J. Gr. Kerr. Anatomy of Nautilus. Proc. Zool. Soc. London for 1895.
W. A. Haswell. Tentaculiferous lobes in Nautilus. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. 2. ser. vol. 10. 1896.
A. Vayssière. Organisation du Nautile. Ann. Scienc. Natur. Zool. 8. sér. tome 2. 1896.
L. E. Griffin. Anatomy of Nautilus. Mem. Nat. Acad. Sci. vol. 8. 1900.
B. Dean. Notes on living Nautilus. Americ. Natural. vol. 35. 1901.
A. Willey. Zoological Results. pt. 6. Natural history of the pearly Nautilus. 1902.
[28] E.-G. Racovitza, zit. in [22].
[29] G. A. Drew, zit. in [22].
[30] J. Gr. Kerr, zit. in [27].
L. E. Griffin, zit. in [27].
[31] J. Kollmann, zit. in [21].
E.-G. Racovitza. Accouplement de quelques Céphalopodes. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 118. 1894.
— zit. in [23].
W. Bergmann. Octopus defilippii. Sitz.ber. Gesellsch. Nat. Freunde Berlin. Jahrg. 1903.
F. Levy. Copula von Sepiola atlantica. Zool. Anz. Bd. 39. 1912.
[32] E. A. Andrews. Breeding habits of crayfish. Americ. Natural. vol. 38. 1904.
— Conjugation in the crayfish Cambarus affinis. Journ. exp. Zool. vol. 9. 1910.
— Male organs for sperm-transfer in the cray-fish. Journ. of Morph. vol. 22. 1911.
[33] M. Brocchi. Organes génitaux males des Crustacés Décapodes. Ann. Scienc. Natur. Zool. 6. sér. tome 1. 1874.
C. Grobben. Männliche Geschlechtsorgane der Dekapoden. Arb. Zool. Inst. Wien. tome 1. 1878.
A. Schillinger. Befruchtung der Krebs-Eier. Allg. Fischerei-Ztg. (München). Jahrg. 18. 1893.
de Drouin de Bouville. Reproduction chez l'écrevisse. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. tome 58. 1905.
E. A. Andrews. Anatomy of the stylets of Cambarus and of Astacus. Biol. Bull. vol. 18. 1909/10.
[34] Coste. Moeurs et génération d'un certain nombre d'animaux marins. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 47. 1858.
A. Schillinger, zit. in [33].
G. Brandes. Begattung der Dekapoden. Biol. Ctrbl. Bd. 17. 1897.
de Drouin de Bouville, zit. in [33].
[35] E. A. Andrews (1904), zit. in [32].
— The Annulus ventralis. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. vol. 32. 1904—06.
— Ontogeny of the Annulus ventralis. Biol. Bull. vol. 10. 1905/06.
F. H. Herrick. Natural history of the american lobster. Bull. Bur. Fish. vol. 29. 1909.
E. A. Andrews. The use of Thelycum and Petasma. Zool. Anz. Bd. 34. 1909.
[36] F. de Lafresnaye. Accouplement du Crabe commun. Revue Zoolog. Paris 1848.
H. Ch. Williamson. Life history of the edible crab etc. 22. Ann. Rep. Fish. Board for Scotland. pt. III. Scient. Inv. 1904.
F. E. Chidester. Mating habits of Brachyura. Biol. Bull. vol. 21. 1911.
[37] G. O. Sars. Histoire naturelle des Crustacées d'eau douce de Norvège. Christiania 1867.
J. Schöbl. Fortpflanzung isopoder Crustaceen. Arch. mikr. Anat. Bd. 17. 1880.
H. Friedrich. Geschlechtsverhältnisse der Onisciden. Ztschr. Naturwiss. (Halle). Bd. 56. 1883.
M. Weber. Die Isopoden, ges. während Fahrten usw. in das nördl. Eismeer. Bijdr. tot de Dierk. Amsterdam 1884.
F. E. Beddard. Isopoda. pt. I. Serolis. Rep. Chall. Exp. Zool. vol. 11. 1884.
G. Leichmann. Naturgeschichte der Isopoden. Bibl. Zool. Heft 10. 1891.
K. W. Verhoeff. Über Isopoden. Arch. Biontologie. Bd. 2. 1909.
S. Tschetwerikoff. Anatomie der Wasserassel. Bull. Soc. Imp. Natural. Moscou. N. S. tome 24. 1911.
[38] H. von Ihering. Gattung Girardinus. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 38. 1883.
S. Garman. The Cyprinodonts. Mem. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. vol. 19. 1895.
— Sexual rights and lefts. Americ. Natural. vol. 29. 1895.
E. Philippi. Fortpflanzungsgeschichte der viviparen Teleosteer Glaridichthys. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 27. 1909.
W. Fr. Langer. Morphologie der viviparen Cyprinodontiden. Morph. Jahrb. Bd. 47. 1913.

[39] K. Stansch. Die lebendig gebärenden Zahnkarpfen. I. Teil. Braunschweig 1914.

Zu Kapitel 8: Die echten Begattungsorgane. I. Vorstufen, Anfänge und primitive Zustände.

[1] J. Blum. Die Befruchtung der Aalmutter. Zool. Garten. Jahrg. 23. 1882.
C. H. Eigenmann. Viviparous fishes of the pacific coast of North America. Bull. Unit. Stat. Fish Comm. vol. 12, for 1892. 1894.
G. Surbeck. Das „Copulationsorgan" von Cottus gobio. Zool. Anz. Bd. 23. 1900.
[2] S. H. Gage. The lake and brook lampreys of New York. The Wilder Quarter-Century Book 1893.
B. Dean and F. B. Sumner. On the spawning habits of the brook lamprey. Transact. New York Acad. Sci. vol. 16. 1898.
J. C. C. Loman. Naturgeschichte des Bachneunauges. Zool. Jahrb. Suppl. 15 (Festschr. Spengel, Bd. 1). 1912.
[3] J. von Bedriaga. Begattung bei einigen geschwänzten Amphibien. Zool. Anz. Jahrg. 5. 1882. Jahrg. 16. 1893.
E. Mara. Sulla cloaca etc. del maschio di Euproctus. Biologica (Torino). vol. 2. 1909.
[4] H. Bolau. Paarung und Fortpflanzung der Scyllium-Arten. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 35. 1881.
[5] C. Gegenbaur. Modifikationen des Skeletts der Hintergliedmaßen bei den Männchen der Selachier und Chimaeren. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 5. 1870.
K. R. Petri. Copulationsorgane der Plagiostomen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 30. 1878.
H. Bolau, zit. in [4].
H. F. E. Jungersen. Bauchflossenanhänge der Selachiermännchen. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.
O. Huber. Kopulationsglieder der Selachier. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 70. 1901.
B. Dean. Development of a Chimaeroid. Biol. Bull. vol. 4. 1903.
[6] Nach einem Referat im Neapler Zoologischen Jahresbericht für das Jahr 1899 ist einer Abhandlung von K. F. E. Jungersen (Om appendices genitales hos havkalen, Somniosus microcephalus, og andre Selachier. Danske Ingolf-Exped. Bd. 2. 1898) zu entnehmen, daß der Verf. glaubt, eines der männlichen Mixipodien werde in seiner Höhlung mit Sperma gefüllt und alsdann in den weiblichen Genitalgang eingeführt. Ebenda findet sich die Bemerkung, daß M. Weber beobachtet habe, wie ein Männchen von Raja Sperma ins Wasser entleerte und mit seinen Mixipodien aufsog. Endlich vermutet auch U. Gerhardt (Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den Copulationsorganen der Wirbeltiere. Ergebn. Fortschr. Zool. Bd. 1. 1909) einen Zusammenhang mit unmittelbarer Samenübertragung.
[7] C. Th. von Siebold. Helminthologische Beiträge. II. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 2. Bd. 1. 1836.
A. Schneider. Monographie der Nematoden. Berlin 1866.
R. Leuckart. Die menschlichen Parasiten. Bd. 2. Leipzig 1876.
H. Stadelmann. Anatom. Bau des Strongylus convolutus. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 58. Bd. 1. 1892.
M. Schlegel. Strongylus capillaris. Arch. wiss. prakt. Tierheilkunde. Bd. 25. 1899.
F. Türk. Im Golf von Neapel freilebende Nematoden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 16. 1903/04.
F. G. Kohn. Paramermis contorta. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 15. 1905.
P. S. de Magalhaes. Notes d'Helminthologie brésilienne. Arch. d. Parasit. tome 9. 1905.
[8] K. M. Diesing. Sechzehn Gattungen von Binnenwürmern. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 9. 1855.
— Sechzehn Arten von Nematoideen. Ebenda. Bd. 13. 1857.
[9] A. Schneider, zit. in [7].
R. Leuckart, zit. in [7].
L. A. Jägerskiöld. Beiträge zur Kenntnis der Nematoden. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 35. 1901.
E. Voltzenlogel. Hinterende von Ascaris. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 16. 1902.
F. G. Kohn, zit. in [7].
M. Rauther. Morphologie und Verwandtschaftsbeziehungen der Nematoden. Ergebn. Fortschr. Zool. Bd. 1. 1909.
M. Braun. Die tierischen Parasiten des Menschen. Würzburg.
[10] O. zur Strassen. Filaria medinensis und Ichthyonema. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1907.
[11] Ch. Lespès. Spermatophores des grillons. Ann. Scienc. Natur. Zool. 4. sér. tome 3. 1855.
C. Brunner von Wattenwyl. Morphologische Bedeutung der Segmente bei den Orthopteren. Festschr. Zool. botan. Gesellsch. Wien. 1876.
U. Gerhardt. Copulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 35. 1913. Bd. 37. 1914.
B. Th. Boldyrev. Begattung und Spermatophorenbau bei der Maulwurfsgrille. Zool. Anz. Bd. 42. 1913.
Liebeswerben und Spermatophoren bei einigen Locustodeen und Gryllodeen. Horae Soc. Entomol. Ross. vol. 40. 1913. (Zitiert nach U. Gerhardt, 1914.)

[12] J. Bolivar. La copula de la Locusta viridissima. An. Soc. Esp. Hist. Nat. vol. 16. 1888.
[13] F. Klapálek. Geschlechtsteile der Plecopteren. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 105. Abt. 1. 1896.
[14] A. Furtwängler. Die antiken Gemmen. Leipzig/Berlin 1900.
[15] Vergl. dazu besonders: H. Gadow. Vögel. Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1891.
[16] U. Gerhardt. Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den Copulationsorganen der Wirbeltiere. Ergebn. Fortschr. Zool. Bd. 1. 1909.
[17] E. Hesse. Beobachtungen und Aufzeichnungen 1909. Journ. für Ornithol. 1910.
[18] Nach Brehms Tierleben. 4. Aufl. Vögel. Bd. I. Leipzig 1911.
[19] Vergl. z. B. Deutsche Jägerzeitung. Bd. 67. 1916.
[20] E. Hesse. Begattung von Cypselus. Ornithol. Monatsber. Jahrg. 24. 1916.
A. Laubmann. Begattungsakt von Micropus apus. Ebenda 1916.
[21] Nach Brehms Tierleben. 4. Aufl. Vögel. Bd. III. Leipzig 1911.
[22] G. Meissner. Anatomie und Physiologie der Gordiaceen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 7. 1856.
A. Schneider, zit. in [7].
M. Rauther. Morphologie und phylogenetische Beziehungen der Gordiiden. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 40. 1905.
[23] L. Böhmig. Rhabdocöle Turbellarien. II. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 51. 1891.
[24] G. Brandes. Die Begattung der Hirudineen. Abh. Natur.forsch. Gesellsch. Halle. Bd. 22. 1901.
[25] H. Simroth. Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 42. 1885.
— Pulmonata. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1909—13.
H. Lams. L'oeuf d'Arion empiricorum. Mém. Acad. Roy. Belg. 2. sér. tome 2. 1910. (4°).
K. Künkel. Auffindung eines Vererbungsgesetzes bei den Nacktschnecken. Verh. Gesellsch. Deutsch. Nat.forsch. Ärzte. 83. Vers. 1911.
[26] J. Meisenheimer. Begattungsvorgang und Eiablage von Helix pomatia. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 25. 1907.
[27] K. Werlich. Begattung der schwarzen Schnecken. Isis. Jahrg. 1819.
E. Purkyne. Die Begattung des Arion empiricorum. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 25. Bd. I. 1859.
H. Simroth (1885), zit. in [25].
K. Fischer. Die Begattung bei Limax maximus. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 55. 1917.
[28] J. W. Spengel. Urogenitalsystem der Amphibien. I. Arb. zool. zootom. Inst. Würzburg. Bd. 3. 1876.
R. Wiedersheim. Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.
[29] E. S. Goodrich. Structure and affinities of Saccocirrus. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 44. 1901.
F. Hempelmann. Eibildung, Eireifung und Befruchtung bei Saccocirrus. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.
[30] N. Bobretzky. Kopulationsorgane bei Microphthalmus. Zool. Anz. Jahrg. 3. 1880.
[31] D. Nasse. Beiträge zur Anatomie der Tubificiden. Dissert. Bonn 1882.
F. Vejdovský. System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884.
A. Ditlevsen. Studien an Oligochaeten. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 77. 1904.
W. Bl. Benham. New species of Phreodrilus. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 48. 1905.
A. Mrázek. Geschlechtsverhältnisse und Geschlechtsorgane von Lumbriculus. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 23. 1907.
[32] C. Grobben. Männliche Geschlechtsorgane der Dekapoden. Arb. Zool. Inst. Wien. tom. 1. 1878.
A. Gerstaecker und A. E. Ortmann. Crustacea. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1901.
[33] C. Grobben. Die Geschlechtsorgane von Squilla mantis. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 73. 1876.
W. Giesbrecht. Stomatopoden I. Fauna Flora Neapel. Monogr. 33. 1910.
[34] A. Weismann. Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. VI. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 33. 1879.
[35] A. Gruvel. Cirrhipèdes. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 1. 1893.
[36] A. Giard et J. Bonnier. Priapion fraissei. Bull. Scient. France et Belg. tome 19. 1888.
J. Bonnier. Contributions etc. Les Bopyridae. Trav. Stat. Zool. Wimereux. tome 8. 1900.
[37] Gudden. Zur Lehre von der Scabies. Würzb. medic. Ztschr. Bd. 2. 1861.
E. Trouessart. Reproduction des Sarcoptides. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. 9. sér. tome 5. 1893.
A. Berlese. Acari, Myriopoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta. vol. 2. fasc. 91. Patavii 1898.
E.-L. Trouessart. Fécondation des Sarcoptides et des Tyroglyphides. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. tome 56. 1904.
[38] A. Menge. Lebensweise der Afterspinnen. Neueste Schrift. Nat.forsch. Gesellsch. Danzig. 1850.
H. W. de Graaf. Sur la construction des organes génitaux des Phalangiens. Leiden 1882.
R. Rössler. Anatomie der Phalangiden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 36. 1882.
H. Henking. Biologische Beobachtungen an Phalangiden. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 3. 1888.

[39] R. Rössler, zit. in [38].
H. J. Hansen and W. Sörensen. On two orders of Arachnida. Cambridge 1904.
[40] B. Schaufler. Zur Kenntnis der Chilopoden. Verh. Zool. bot. Gesellsch. Wien. Bd. 39. 1889.
C. Verhoeff. Myriapoda. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1902—08.
[41] B. Grassi. I progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. VII. Mem. Accad. Lincei (4). vol. 4. 1888.
J. F. Oudemans. Zur Kenntnis der Thysanura und Collembola. Bijdr. tot de Dierkunde. Afl. 16. 1888.
E. Haase. Die Abdominalanhänge der Insekten. Morph. Jahrb. Bd. 15. 1889.
V. Willem. Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. Mém. Cour. et Mém. Sav. étrang. Acad. R. Belg. tome 58. 1899/1900.
[42] C. Brunner von Wattenwyl, zit. in [11].
[43] J. Künckel d'Herculais. Invasions des Acridiens vulgo Sauterelles en Algérie. tome 2. 1893.
E. B. Poulton. Courtship of certain European Acridiidae. Transact. Entom. Soc. London for 1896.
J. L. Hancock. The Tettigidae of North America. Chicago 1902.
H. Przibram. Lebensgeschichte der Gottesanbeterinnen. Ztschr. wiss. Insekt.biol. Bd. 3. 1907.
Ch. R. Stockard. Habits etc. of Aplopus. Papers Tortugas Labor. Carnegie Inst. Washington. vol. 2. 1908.
[44] F. Meinert. Anatomia Forficularum I. Dissertation Kjöbenhavn 1863.
F. Paehler. Begattung des Ohrwurms. Naturwiss. Wochenschr. N. F. Bd. 2. 1903.
H. Gadeau de Kerville. L'accouplement des Forficulides. Bull. Soc. Entom. France. Année 1903.
K. W. Verhoeff. Über Dermapteren. Biol. Ctrbl. Bd. 29. 1909.
[45] A. E. Eaton. Monograph of recent Ephemeridae. Transact. Linn. Soc. London. Zool. 2. ser. vol. 3. 1888.
H. Drenkelfort. Biologie und Anatomie von Siphlurus lacustris. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 29. 1910.
[46] H. Heath. Habits of California Termites. Biol. Bull. vol. 4. 1902.
N. Holmgren. Termitenstudien. 1. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 44. 1909.
[47] Vergl. zum folgenden zunächst vor allem:
H. Simroth. Gastropoda prosobranchia. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1896—1907.
[48] Eydoux et Souleyet. Voyage autour du monde sur la corvette La Bonite. Zool. tome 2 (par Souleyet). Paris 1852.
[49] W. H. Dall. Report on the Mollusca (Blake Exped.) pt. 2. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. vol. 18. 1889.
[50] E. Baudelot. Appareil générateur des Mollusques Gastéropodes. Ann. Scienc. natur. Zool. 4. sér. tome 19. 1863.
R. von Erlanger. Zur Entwicklung von Paludina vivipara. 2. Teil. Morph. Jahrb. Bd. 17. 1891.
[51] E.-L. Bouvier. Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. Thèse de Paris. 1887.
[52] S. Trinchese. Aeolididae e famiglie affini del porto di Genova. Bologna 1877—79.
A. Vayssière. Famille des Bullidés. Ann. Scienc. natur. Zool. 6. sér. tome 9. 1879/80.
Famille des Pleurobranchidés. Ann. Scienc. natur. Zool. 8. sér. tome 8. 12. 1898. 1901.
— Mollusques Opithobranches du golfe de Marseille. 3. partie. Nudibranches. Ann. Mus. Hist. nat. Marseille. Zool. tome 6. 1901.
J. Guiart. Gastéropodes opisthobranches. Mém. Soc. Zool. France. tome 14. 1901.
[53] E. Hecht. Étude des Nudibranches. Mém. Soc. Zool. France. tome 8. 1895.
[54] A. Alcock. Viviparous bathybial fish from the Bay of Bengal. Proc. Zool. Soc. London for 1891.
[55] M. Rauther. Kopulationsorgan von Clinus. Denkschr. med. naturwiss. Gesellsch. Jena. Bd. 15. 1909.

Zu Kapitel 9: Die echten Begattungsorgane. II. Die komplizierteren Zustände.

[1] H. Blunck. Das Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis. 1. Die Begattung. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 102. 1912.
C. Demandt. Geschlechtsapparat von Dytiscus marginalis. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 103. 1912.
C. Wesenberg-Lund. Fortpflanzungsverhältnisse der Süßwasserinsekten. Fortschr. Naturwiss. Forsch. Bd. 8. 1913.
[2] K. Holdhaus. Monographie der Coleopterengattung Microlestes. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 88. 1913.
[3] W. Harnisch. Männlicher Begattungsapparat einiger Chrysomeliden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 114. 1915.
[4] D. Sharp and F. Muir. Male genital tube in Coleoptera. Transact. Entomol. Soc. London 1912.
Man vergleiche ferner dazu:

F. Stein. Vergl. Anatomie und Physiologie der Insekten. I. Monographie der weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847.

[5] Man vergleiche dazu besonders:
H. Gadeau de Kerville. L'accouplement des Coléoptères. Bull. Soc. Entomol. France. 1900.

[6] Dazu besonders: W. Harnisch, zit. in [3].

[7] Etwa bei: H. Reeker. Wie erfolgt die Begattung des Maikäfers? Zool. Beobachter. Jahrg. 48. 1907.

[8] J.-E.-V. Boas. Organe copulateur et accouplement du Hanneton. Ov. Danske Vid. Selsk. Forh. 1892.

[9] E. Zander. Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Trichopteren. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 70. 1901.

[10] L. Poljanec. Morphologie der äußeren Geschlechtsorgane bei den männlichen Lepidopteren. Arb. Zool. Inst. Wien. tom. 13. 1900.
E. Zander. Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 74. 1903.

[11] L. Bordas. Appareil génital mâle des Hymenoptères. Ann. Scienc. natur. Zool. 7. sér. tome 20. 1895.
M. H. E. Kluge. Das männliche Geschlechtsorgan von Vespa germanica. Arch. Nat. Gesch. Jahrg. 61. Bd. I. 1895.
E. Zander. Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 67. 1900.
J. Strohl. Copulationsanhänge der solitären Apiden. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 26. 1908.

[12] G. Michaelis. Bau und Entwicklung des männlichen Begattungsapparates der Honigbiene. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 67. 1900.
E. Zander. Der Bau der Biene. Stuttgart 1911.

[13] P. Buffa. Notizie anatomiche sui Tisanotteri tubuliferi. Redia (Firenze). vol. 4. 1907.

[14] J. Hagemann. Beiträge zur Kenntnis von Corixa. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 30. 1910.

[15] H. Gadeau de Kerville, zit. in [5].

[16] H. Gadeau de Kerville. Accouplement des Hémiptères. Bull. Soc. Entomol. France. 1902.

[17] A. Seitz. Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. III. Fortpflanzung. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 7. 1894.
H. Gadeau de Kerville. Accouplement des Lépidoptères. Bull. Soc. Entomol. France. 1901.

[18] F. Brauer. Innerer Bau und Verwandlung der Neuropteren. Verh. Zool.-botan. Verein Wien. Bd. 5. 1855.

[19] F. A. Kolenati. Der Gletschergast. Bull. Acad. Imp. Scienc. St. Pétersbourg. Cl. phys.-math. tome 5. 1847.
F. Brauer, zit. in [18].
G.-A. Poujade. Accouplement de Boreus hiemalis. Ann. Soc. Entomol. France. 6. sér. tome 4. 1884.

[20] E. Piaget. Les Pédiculines. Leide 1880.
E. Mjöberg. Studien über Mallophagen und Anopluren. Arkiv för Zoologi. Bd. 6. 1910.
A. Hase. Biologie der Kleiderlaus. Flugschr. Deutsch. Gesellsch. angewandt. Entomol. Nr. 1. 1915.

[21] L. Landois. Anatomie des Hundeflohs. Verh. Leop-Carol. Deutsch. Akad. Nat.forscher. Bd. 33. 1867.
O. Taschenberg. Die Flöhe. Halle 1880.
A. Railliet. Traité de Zoologie médicale et agricole. 2. édit. Paris 1895.
M. Lass. Bau des weiblichen Hundeflohes. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 79. 1905.

[22] C. Wesenberg-Lund, zit. in [1].

[23] J. Pérez. Rapprochement des sexes chez certains Diptères. Bull. Scient. France et Belg. tome 45. 1911.
C. Wesenberg-Lund, zit. in [1].

[24] E. A. Goeldi. Os Mosquitos no Pará. Mem. Museu Goeldi. 4. Pará 1905.

[25] H. Gadow. Cloaca and copulatory organs of the Amniota. Phil. Transact. Roy. Soc. London. B. vol. 178. 1886.
U. Gerhardt. Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den Copulationsorganen der Wirbeltiere. Ergebn. Fortschr. Zool. Bd. 1. 1909.

[26] Johannes Müller. Über zwei verschiedene Typen in dem Bau der erektilen männlichen Geschlechtsorgane bei den straußartigen Vögeln. Abh. Akad. Wiss. Berlin aus dem Jahre 1836.
F. Leydig. Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
Th. Neumann. Untersuchungen über den Begattungsapparat der Schlangen. Dissert. Leipzig 1884.
E. D. Cope. Hemipenes of the Sauria. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1896.

P. Unterhössel. Kloake und Phallus der Eidechsen und Schlangen. Morph. Jahrb. Bd. 30. 1902.

[27] Die bereits von Leydig (zit. in [26]) geäußerte Auffassung einer zum mindesten zum Teil auf einströmende Lymphflüssigkeit zurückzuführenden Erektion wurde mit voller Sicherheit als einziger Erektionsmodus erwiesen durch einen meiner Schüler, H. Meynen, dessen Arbeit leider Bruchstück geblieben ist. Er erlitt im Sommer 1915 den Tod für unser Vaterland auf russischem Boden.

[28] M. Ch. Dr. Glückselig. Beobachtungen über das Leben der Eidechsen. Verh. Zool. botan. Gesellsch. Wien. Bd. 13. 1863.

V. Collin de Plancy. Accouplement et ponte chez les lézards de France. Bull. Soc. Zool. France. 1877.

H. Chr. C. Mortensen. Begattung der Lacerta vivipara und agilis. Zool. Anz. Jahrg. 10. 1887.

G. Peracca. Riproduzione della Iguana. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino. vol. 6. 1891.

[29] F. Werner. Kriechtiere II. Brehms Tierleben. 4. Aufl. Leipzig und Wien 1913.

[30] Th. Neumann, zit. in [26].

[31] R. Wiedersheim. Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europaeus. Morph. Jahrb. Bd. 1. 1876.

W. J. Schmidt. Integument der Reptilien. I. Haut der Geckoniden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 101. 1912.

[32] W. Liebe. Das männliche Begattungsorgan der Hausente. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 51. 1914.

[33] U. Gerhardt. Begattung der Zahnschnäbler. Zool. Garten. Jahrg. 45. 1904.

— Zur Morphologie des Vogelpenis. Zool. Anz. Bd. 44. 1914.

[34] C. Eckhard. Über die Erektion der Vögel. In: C. Eckhard, Beiträge zur Anatomie u. Physiologie. Bd. 7. 1876.

R. Müller. Über den Tannenbergschen Körper. Arch. ges. Physiol. Bd. 122. 1908.

W. Liebe, zit. in [32].

[35] Vergl. zu allem folgenden noch außer den bereits zitierten Autoren:

Joh. Müller, zit. in [26].

H. Gadow. Vögel. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1891.

C. Pomayer. Kloake und Phallus der Vögel. Morph. Jahrb. Bd. 30. 1902.

U. Gerhardt. Morphologie des Copulationsorganes der Ratiten. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 17. Vers. 1907.

— Copulationsorgan von Crax und Tinamus. Zool. Anz. Bd. 32. 1908.

A. Trawinski. Anatomie und Histologie der männlichen Begattungsorgane der Vögel. Anz. Akad. Wiss. Krakau. B. Jahrg. 1910. 1911.

[36] Joh. Müller, zit. in [26].

H. Rathke. Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig 1866.

H. Gadow, zit. in [25].

J. Szakáll. Über den Bau des Urogenitalsystems der Krokodile. Dissert. Gießen 1899.

A. Voeltzkow. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von Crocodilus. Abh. Senckenberg. Nat.forsch. Gesellsch. Bd. 26. 1902.

[37] G. R. Treviranus. Harnwerkzeuge und männliche Zeugungsteile der Schildkröten. Ztschr. für Physiologie. Bd. 2. 1826.

L. H. Bojanus. Anatome Testudinis europaeae. Vilnae 1819—21.

Joh. Müller, zit. in [26].

H. Rathke. Über die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig 1848.

P. Schacht. Elefanten-Schildkröten. Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped. Bd. 3. 1903.

O. Schmidtgen. Die Cloake und ihre Organe bei den Schildkröten. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 24. 1907.

[38] A. Voeltzkow, zit. in [36].

[39] Reproduziert bei: F. W. von Bissing. Die Mastaba des Gem-ni-kai. 1. Berlin 1905. (Taf. IV).

[40] J. Bauhof. Paarungsweise der griechischen Landschildkröte. Zool. Garten. Jahrg. 31. 1890.

F. Werner. Kriechtiere I. Brehms Tierleben. 4. Aufl. Leipzig und Wien 1912.

[41] Es darf wohl nicht unterlassen werden zu sagen, daß diese hier vertretene und durchgeführte Auffassung bis jetzt ziemlich isoliert dasteht. Stets pflegt man bis in die neueste Zeit hinein (vergl. etwa U. Gerhard, zit. in [25]) den Vogelpenis gerade mit dem Penis der Krokodile und Schildkröten in Zusammenhang zu bringen. Für den Entenpenis ist diese Möglichkeit der Ableitung durch die Untersuchungen von Liebe wohl endgültig erledigt. Stützpunkte für eine solche Ableitung könnte höchstens noch abgeben das, wie es scheint, abweichend gebaute Begattungsorgan von Struthio, das überhaupt wohl in erster Linie allen Versuchen der Parallelisierung von Vogel- und Schildkröten-Krokodilpenis zugrunde gelegen hat (man vergl. etwa H. Gadow, zit. in [25] und sodann vor allem J. E. V. Boas, Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. 17. 1891).

[42] O. Jaekel. Die Wirbeltiere. Berlin 1911.

[43] P. Vlacovic. Apparechio sessuale de'monotremi. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 9. 1852.
F. Keibel. Anatomie des Urogenitalkanals der Echidna aculeata. Anat. Anz. Bd. 22. 1903.
R. Disselhorst. Die männlichen Geschlechtsorgane der Monotremen usw. Denkschr. med.-naturwiss. Gesellsch. Jena. Bd. 6. Teil 2. 1904—08.
— Ausführapparat und Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane. In: Oppels Lehrbuch der vergl. mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1904.
[44] W. Waldeyer. Das Becken. Bonn 1899.
[45] C. Heitzmann. Anatomie des Menschen. Bd. 2. 2. Aufl. Wien 1875.
[46] Dr. Bourgery et N. H. Jacob. Traité complet de l'anatomie de l'homme. tome 5. Paris 1839.
[47] J. Sobotta. Atlas und Lehrbuch der Histologie und mikroskopischen Anatomie des Menschen. 2. Aufl. München 1911.
[48] Vergl. zum folgenden überall neben den weiterhin zitierten Sonderabhandlungen:
U. Gerhardt. Morphologische und biologische Studien über die Kopulationsorgane der Säugetiere. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 39. 1904.
[49] A. J. P. v. d. Broek. Bau der männlichen Geschlechtsorgane der Beuteltiere. Morph. Jahrb. Bd. 41. 1910.
[50] T. Tullberg. Anatomie des Haplodon rufus. Festskr. Lilljeborg. Upsala 1896.
[51] Duvernoy. Des caractères anatomiques des grands singes pseudoanthropomorphes. Arch. Mus. Hist. nat. Paris. tome 8. 1855/56.
E. de Pousargues. Appareil génital male des Orang-Outans. Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. 3. sér. tome 7. 1895.
H. Friedenthal. Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen. Lief 5. Sonderformen der menschlichen Leibesbildung. Jena 1910.
[52] W. A. Forbes. Male generative organs of the Sumatran Rhinoceros. Transact. Zool. Soc. London. vol. 11. 1885.
E. Mäder. Zur Anatomie der Glans penis der Haustiere. Arch. wiss. prakt. Tierheilkunde. Bd. 33. 1907.
W. Ellenberger und H. Baum. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 12. Aufl. Berlin 1908.
[53] E. Mäder, zit. in [52].
W. Ellenberger und H. Baum, zit. in [52].
[54] A. G. T. Leisering. Atlas der Anatomie des Pferdes und der übrigen Haustiere. Leipzig 1861.
A. H. Garrod. Visceral anatomy and osteology of the ruminants. Proc. Zool. Soc. London for 1877.
F. H. A. Marshall. The copulatory organ in the sheep. Anat. Anz. Bd. 20. 1902.
J. Böhm. Die äußeren Genitalien des Schafes. Morph. Jahrb. Bd. 34. 1905.
U. Gerhardt. Zur Morphologie des Wiederkäuerpenis. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1906.
E. Mäder, zit. in [52].
W. Ellenberger und H. Baum, zit. in [52].
E. Lönnberg. Anatomy of the ruminants. Arkiv för Zoologi. Bd. 5. 1909.
[55] W. Kükenthal. Untersuchungen an Walen. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 45. 1909.
[56] A. Riha. Das männliche Urogenitalsystem von Halicore Ztschr. Morph. Anthropol. Bd. 13. 1911.
[57] Max Weber. Studien über Säugetiere. Jena 1886.
[58] A. J. P. v. d. Broek, zit. in [49].
[59] Sein Begriff ist am schärfsten definiert bei:
R. Schmaltz. Die Geschlechtsorgane. In W. Ellenberger, Handbuch der vergl. mikroskop. Anatomie der Haustiere. 2. Bd. Berlin 1911.
— Das Geschlechtsleben der Haussäugetiere. In Harms Lehrbuch der tierärztlichen Geburtshilfe. Berlin 1912.
[60] É. Retterer. Valeur morphologique du gland des mammiferès. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. 9. sér. tome 2. 1890.
— Développement du pénis et du clitoris chez les foetus humains. Journ. Anat. Phys. Année 28. Paris 1892.
[61] Vergl. dazu beispielsweise die Auseinandersetzungen bei:
U. Gerhardt, zit. in [25].
A. Fleischmann. Die Stilcharaktere von Urodäum und Phallus. Morph. Jahrb. Bd. 36. 1907.
[62] Yves Delage. Histoire du Balaenoptera musculus. Arch. Zool. exp. génér. 2. sér. tome 3bis. 1885.
[63] W. Kaudern. Männliche Geschlechtsorgane bei Insectivoren. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 24. 1907.
— Männliche Geschlechtsorgane von Insectivoren und Lemuriden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 31. 1910.
J. Kazzander. Anatomie des Penis beim Maulwurfe. Zool. Anz. Bd. 39. 1912.
[64] M. Rauther. Genitalapparat und Analdrüsen der Chiropteren. Anat. Anz. Bd. 23. 1903.
— Zum Urogenitalsystem der Säugetiere. Denkschr. med. naturw. Gesellsch. Jena. Bd. 15. 1909.

[65] W. Ellenberger und H. Baum, zit. in [52].
G. Amantea. Die reflexogene Hautzone des Penis der Hunde. Arch. ges. Physiol. Bd. 154. 1913.
[66] Th. Gilbert. Das Os priapi der Säugetiere. Morph. Jahrb. Bd. 18. 1892.
E. de Pousargues, zit. in [51].
T. Tullberg. Über das System der Nagethiere. Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsal. 3. ser. vol. 18. 1899.
C. M. Jackson. Structure of the Corpora cavernosa in the domestic cat. Americ. Journ. Anat. vol. 2. 1902/03.
U. Gerhardt, zit. in [48].
W. Ellenberger und H. Baum, zit. in [52].
U. Gerhardt. Penis- und Clitorisknochen bei Hylobatiden. Anat. Anz. Bd. 35. 1909.
L. Pohl. Os penis der Musteliden. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 45. 1909.
— Os penis der Prosimier. Anat. Anz. Bd. 37. 1910.
— Os penis der Carnivoren. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 47. 1911.
R. Eckstein. Der Rutenknochen der Raubtiere. Zool. Beob. Jahrg. 51. 1910.
[67] R. Arndt. Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Rutenknochens. Dissert. Erlangen. 1890.
C. M. Jackson, zit. in [66].
U. Gerhardt, zit. in [48].
[68] R. Schmaltz, zit. in [59].
[69] F. Nopcsa. Remarks on the supposed clavicle of Diplodocus. Proc. Zool. Soc. London for 1905. vol. II.
W. J. Holland. Osteology of Diplodocus. Mem. Carnegie Mus. vol. 2. 1906.
[70] Man vergleiche zum folgenden besonders:
J. E. V. Boas. Zur Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbelthiere. Morph. Jahrb. Bd. 17. 1891.
M. Weber. Die Säugetiere. Jena 1904.
U. Gerhardt, zit. in [25].
[71] W. Kaudern (1907), zit. in [63].
[72] O. Röder. Männliches Begattungsorgan der Feliden. Arch. wiss. prakt. Tierheilkunde. Bd. 20 1894.
P. Martin. Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Bd. 2. Stuttgart 1904.
[73] W. Waldeyer, zit. in [44].
[74] A. Fleischmann. Das allgemeine Resultat meiner Phallusstudien. Sitz.ber. Phys. med. Sozietät Erlangen. Bd. 38. 1906.
[75] W. Ellenberger und H. Baum, zit. in [52].
R. Schmaltz, zit. in [59].
E. Retterer. Développement de la double gaine préputiale du cheval. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. 9. sér. tome 3. 1891.
[76] Th. Gilbert, zit. in [66].
[77] W. Kaudern. Männliche Geschlechtsorgane von Edentaten. I. Xenarthra. Ark. för Zoologi. Bd. 9. 1914/15.
[78] J. Murie. On the Saiga Antelope. Proc. Zool. Soc. London for 1870.
[79] D. Hepburn and D. Waterston. Genito-urinary apparatus of the adult male porpoise. Proc. R. Phys. Soc. Edinburgh. vol. 15. 1902.
U. Gerhardt, zit. in [48].
W. Kükenthal. Untersuchungen an Walen. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 45. 1909.
[80] U. Gerhardt, zit. in [48].
[81] A. J. P. v. d. Broek, zit. in [49].
U. Gerhardt, zit. in [48].
[82] W. Ellenberger und H. Baum, zit. in [52].
M. Weber, zit. in [70].
[83] W. Daudt. Urogenitalapparat der Cetaceen. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 32. 1898.
[84] Man vergl. zum folgenden vor allem:
U. Gerhardt, zit. in [48].
R. Schmaltz, zit. in [59].
U. F. Hafsmann. Über die Zeugung und Entstehung des wahren weiblichen Eies bei den Säugethieren und Menschen. Hannover 1840.
[85] A. Furtwängler. Die antiken Gemmen. Leipzig/Berlin 1900.
[86] R. Disselhorst. Über Asymmetrien und Gewichtsunterschiede der Geschlechtsorgane. Arch. wiss. prakt. Tierheilkunde. Bd. 24. 1898.
[87] H. Friedenthal, zit. in [51].
[88] O. Röder, zit. in [72].
U. Gerhardt, zit. in [48].
[89] P. de Vescovi. Organo copulatore maschile dell' istrice. Boll. Soc. Romana Stud. zool. vol. 4. 1895.

[90] Brehms Tierleben. Säugetiere. Bd. 1. 4. Aufl. Leipzig/Wien 1912.
[91] D. G. Lillie. Anatomy and general biology of larger Cetacea. Proc. Zool. Soc. London for 1910. pt. II.
[92] J. A. Allen. History of North American Pinnipeds. Washington 1880.
[93] J. P. L. L. Houel. Histoire naturelle des deux Eléphans, male et femelle, du museum de Paris. Paris 1803.
[94] H. Slade. On the mode of copulation in the indian elephant. Proc. Zool. Soc. London for 1903. vol. I.
[95] M. Duval. Accouplement des chauves-souris. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. 10. sér. tome 2. 1895.
Auch in Brehms Tierleben (4. Aufl. Säugetiere. Bd. 1. 1912) scheint diese Vermutung noch aufrecht erhalten zu sein, insofern sich dort die Angabe findet, daß die Geschlechter der Fledermäuse sich mit ihren Vordergliedmaßen bei der Paarung umklammern sollen, dabei teilweise in ihre Flughaut sich einhüllend.
[96] R. Rollinat et E. Trouessart. Sur la reproduction des chauves-souris. I. Mém. Soc. Zool. France. tome 9. 1896.
W. L. Hahn. Some habits and sensory adaptations of cave-inhabiting bats. Biol. Bull. vol. 15. 1908.
[97] Zuerst wohl veröffentlicht in: Tabula anatomica Leonardi da Vinci / Venerem obversam e legibus naturae hominibus solam convenire, ostendens. Lunaeburgi 1830.
[98] Nach Léonard da Vinci, Notes et dessins sur la génération et le mécanisme des fonctions intimes. Feuillets inédits, reproduits d'après les originaux conservés à la bibliothèque du château de Windsor. Paris 1901.
[99] E. Klotz. Der Mensch ein Vierfüßler. Leipzig 1908.
Die Streitfrage selbst ist übrigens sehr alt. Schon Lucretius sagt am Ende des vierten Buches seines Lehrgedichtes „De rerum natura“:

nam more ferarum
quadrupedumque magis ritu plerumque putantur
concipere uxores, quia sic loca sumere possunt
pectoribus positis sublatis semina lumbis.

Und bei Blumenbach (J. F. Blumenbach. De generis humani varietate nativa. 1795) findet sich bereits eine wissenschaftliche Erörterung über die naturgemäße Paarungsstellung des Menschen. Er verwirft den Modus „more ferarum quadrupedumque“, wenn auch mancherlei physische Erscheinungen denselben nicht völlig naturwidrig erscheinen lassen, und er erklärt sich für die „Venus obversa“.
[100] U. Gerhardt, zit. in [25].
[101] Brehms Tierleben. 4. Aufl. Säugetiere. Bd. 4. (Primates von L. Heck.) Leipzig u. Wien 1916.
[102] H. Friedenthal, zit. in [51].
[103] H. Ploss. Das Weib in der Natur- und Völkerkunde. Bd. 1. 7. Aufl. Leipzig 1902.
[104] Schnee. Einiges über Sitten und Gebräuche der Eingeborenen Neu-Guineas. Ztschr. Ethnol. Jahrg. 32. 1900.
[105] N. v. Miklucho-Maclay. Stellung des Paares beim Coitus der Eingeborenen Australiens. Ztschr. Ethnol. Bd. 12. 1880.
[106] L. Frobenius. Und Afrika sprach .... Bd. 3. Unter den unsträflichen Aethiopen.
[107] Antonii Panormitae Hermaphroditus. Primus in Germania edidit et Apophoreta adjecit Fr. Carol. Forbergius. Coburgi 1824. (In lateinischem Original und in deutscher Übersetzung neu herausgegeben von Fr. Wolff-Untereichen. Leipzig 1908.)
[108] Das Kamasutram des Vatsyayana. Die indische Ars amatoria. Aus dem Sanskrit übersetzt und herausgegeben von Rich. Schmidt. 2. Aufl. Leipzig 1900.
[109] Kalyanamalla. Anangaranga. Ein Sanskritlehrbuch der Liebe. Herausgeg. von G. Forberg. 1911.
[110] Dichtungen und Gespräche des Göttlichen Aretino. Deutsche Bearbeitung von H. Conrad. 1904.
[111] Meursius. Die Gespräche der Aloisia Sigaea. Deutsche Übertragung von H. Conradt. Leipzig 1903.
[112] W. Heape. The artificial insemination of mammals etc. Proc. Roy. Soc. London. vol. 61. 1897.
E. Iwanoff. Die künstliche Befruchtung der Haustiere. Hannover 1912.
H. Rohleder. Monographien über die Zeugung beim Menschen. Bd. 1. Normale, pathologische und künstliche Zeugung. 2. Aufl. Leipzig 1918.

Zu Kapitel 10: Die Korrelationen zwischen männlichen Begattungsorganen und weiblichen Empfangsorganen.

[1] J. Strohl. Copulationsanhänge der solitären Apiden. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 26. 1908.
[2] U. Gerhardt. Morphologische und biologische Studien über die Kopulationsorgane der Säugetiere. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 39. 1904.

[3] R. Schmaltz. Das Geschlechtsleben der Haussäugetiere. In Harms Lehrbuch der tierärztlichen Geburtshilfe. Berlin 1912.
[4] F. H. A. Marshall. The copulatory organ in the sheep. Anat. Anz. Bd. 20. 1902.
[5] U. Gerhardt. Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den Copulationsorganen der Wirbeltiere. Ergebn. Fortschr. Zool. Bd. 1. 1909.
[6] A. J. P. v. d. Broek. Bau der männlichen Geschlechtsorgane der Beuteltiere. Morph. Jahrb. Bd. 41. 1910.
[7] F. Dahl. Abgebrochene Copulationsorgane männlicher Spinnen im Körper der Weibchen. Sitz.ber. Gesellsch. Nat. Freunde Berlin 1902.
[8] W. Harnisch. Männlicher Begattungsapparat einiger Chrysomeliden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 114. 1915.
[9] L. Brüel. Geschlechtsausführwege von Calliphora erythrocephala. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 10. 1897.
[10] W. Petersen. Morphologie der Generationsorgane der Schmetterlinge. Mém. Acad. Impér. Scienc. Pétersbourg. 8. sér. vol. 16. 1905.
[11] Nach einem alten Ausspruche Dufours „C'est une clé qui ne peut ouvrir qu'une seule serrure", zitiert bei J. Pérez, Organe copulateur mâle des Hymenoptères. Ann. Soc. Entomol. France. vol. 63. 1894.
[12] Ormancey. Recherches sur l'étui pénial considéré comme l'imite de l'espèce dans les Coleoptères. Ann. Scienc. natur. Zool. 3. sér. tome 12. 1849.
G. Kraatz. Wichtigkeit der Untersuchung des männlichen Begattungsgliedes der Käfer für Systematik usw. Deutsche Entomol. Ztschr. Jahrg. 25. 1881.
[13] K. Escherich. Naturgeschichte der Meloidengattung Lytta. Verh. Zool. botan. Gesellsch. Wien. Bd. 44. 1895.
[14] F. N. Pierce. The Genitalia of the group Noctuidae of the Lepidoptera of the British Islands. Liverpool 1909.
[15] E. Zander. Der männliche Genitalapparat der Butaliden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 79. 1905.
[16] G. Böttcher. Die männlichen Begattungswerkzeuge bei Sarcophaga. Deutsche Entomol. Ztschr. Jahrg. 1912.
[17] C. Escherich, zit. in [18].
[18] Zur weiteren Orientierung über diese Fragen zitiere ich:
L. Dufour. Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hymenoptères et les Neuroptères. Mém. div. sav. Acad. Scienc. Inst. de France. Scienc. math. et phys. tome 7. Paris 1841.
G. J. Romanes. Physiological selection; an additional suggestion on the origin of species. Journ. Linn. Soc. Zool. vol. 19. 1886.
C. Escherich. Biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insekten. Verh. Zool. botan. Gesellsch. Wien. Bd. 42. 1893.
K. Jordan. On mechanical selection and other problems. Novit. Zoolog. vol. 3. 1896.
W. Petersen. Über indifferente Charaktere als Artmerkmale. Biol. Ctrbl. Bd. 24. 1904.
W. Petersen, zit. in [10].
J. Strohl, zit. in [1].
E. B. Poulton. Essays on evolution 1889—1907. Oxford 1908.
[19] L. von Graff. Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola. Leipzig 1899.
[20] L. von Graff. Acoela, Rhabdocoela und Alloeocoela des Ostens der Ver. Staaten von Amerika. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 99. 1911.
[21] Nach L. von Méhely, zitiert bei J. von Bittera[22].
[22] J. von Bittera. Männliche Copulationsorgane der Muriden und deren systematische Bedeutung. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 41. 1918.
[23] J. Pérez, zit. in [11].
[24] W. Petersen (1904), zit. in [18].
[25] M. H. E. Kluge. Das männliche Geschlechtsorgan von Vespa germanica. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 61. Bd. 1. 1895.
[26] T. Tullberg. Über das System der Nagethiere. Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsal. 3. ser. vol. 18. 1899.
[27] L. Pohl. Os penis der Carnivoren. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 47. 1911.
[28] Die folgenden Angaben stammen vor allem aus:
Jakobus X. L'amour aux colonies. Paris 1893.
[29] N. von Miklucho-Maclay. Anthropologische Notizen. Ztschr. Ethnol. Bd. 10. 1878.
[30] R. Pöch. Stellung der Buschmannrasse. Korresp.-Blatt Deutsch. Gesellsch. Anthrop., Ethn. Urgeschichte. Jahrg. 42. 1911.
F. Seiner. Beobachtungen und Messungen an Buschleuten. Ztschr. Ethnol. Jahrg. 44. 1912.
Beobachtungen an den Bastard-Buschleuten der Nord-Kalahari. Mitteil. Anthrop. Gesellsch. Wien. Bd. 43. 1913.
Th. L. W. von Bischoff. Die äußeren weiblichen Geschlechts- und Begattungsorgane des Menschen und der Affen. Abh. Akad. Wiss. München. Math.-phys. Kl. Bd. 13. 1880.

H. Klaatsch. Embryonale Anlagen des Scrotums und der Labia majora bei Arctopitheken. Morph. Jahrb. Bd. 18. 1892.
L. Bolk. Beiträge zur Affenanatomie. VI. Ztschr. Morph. Anthropol. Bd. 10. 1907.
W. Ellenberger und H. Baum. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 12. Aufl. Berlin 1908.
R. Schmaltz, zit. in [3].
[32] Dr. Bourgery et N. H. Jacob. Traité complet de l'Anatomie de l'homme. tome 5. Paris 1839.
[33] M. Lühe. Weibliche Geschlechtsorgane des Elephanten. Schrift. Phys. Oek. Gesellsch. Königsberg. Jahrg. 47. 1906.
[34] U. Gerhardt. Urogenitalsystem eines weiblichen Gorilla. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 41. 1906.
[35] G. Klein. Entstehung des Hymen. Festschr. 50jähr. Jubil. Gesellsch. Geburtshilfe u. Gynäkol. Berlin. Wien 1894.
[36] E. Klotz. Der Mensch ein Vierfüßler. Leipzig 1908.
H. Friedenthal. Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen. Lief. 5. Sonderformen der menschlichen Leibesbildung. Jena 1910.
[37] G. S. Miller. Introitus vaginae of certain Muridae. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. vol. 26. 1895.
J. Sobotta. Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. mikr. Anat. Bd. 45. 1895.
C. Gruber. Bau und Entwicklung der äußeren Genitalien bei Cavia cobaya. Morph. Jahrb. Bd. 36. 1907.
[38] F. Lataste. Rôle des vésicules séminales chez les Mammifères. Act. Soc. Scient. Chili. tome 3. 1893. (Proc.-Verb.)
G. Broesike. Entleerung und Beschaffenheit der menschlichen Samenflüssigkeit. Arch. mikr. Anat. Bd. 78. 1911.
[39] G. Walker. The nature of the secretion of the vesiculae seminales. J. Hopkins Hosp. Bull. vol. 21. 1910.
[40] F. Lataste. Sur le bouchon vaginal du Pachyuromys. Zool. Anz. Jahrg. 5. 1882.
— Sur le bouchon vaginal des Rongeurs. Zool. Anz. Jahrg. 6. 1883.
P. de Vescovi. Organo copulatore maschile dell'istrice. Boll. Soc. Romana Stud. zool. vol. 4. 1895.
J. Sobotta, zit. in [37].
[41] E. A. Andrews. Male organs for sperm-transfer in the cray-fish. Journ. of Morph. vol. 22. 1911.
[42] J. E. Kaiser. Die Acanthocephalen und ihre Entwicklung. Bibl. Zool. Heft 7. 1893.
[43] M. Lühe. In Bemerkungen zu: A. Japha, zit. in [47].
[44] Ph. Bertkau. „Begattungszeichen" bei Spinnen. Zool. Anz. Jahrg. 12. 1889.
[45] C. Th. von Siebold. Über den taschenförmigen Hinterleibsanhang der weibl. Schmetterlinge von Parnassius. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 3. 1851.
H. J. Elwes. On butterflies of the genus Parnassius. Proc. Zool. Soc. London for 1886.
[46] A. F. Rogenhofer. Taschenförmige Hinterleibsanhänge der weiblichen Acraeiden. Verh. Zool. bot. Gesellsch. Wien. Bd. 42. 1892.
[47] A. Japha. Begattungszeichen bei Gliedertieren. Schrift. Phys. Oek. Gesellsch. Königsberg. Jahrg. 47. 1906.
[48] H. Blunck. Das Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis. I. Die Begattung. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 102. 1912.
[49] U. Gerhardt. Copulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 35. 1913. Bd. 37. 1914.
B. Th. Boldyrev. Begattung und Spermatophorenbau bei der Maulwurfsgrille. Zool. Anz. Bd. 42. 1913.
[50] K. W. Verhoeff. Über Diplopoden. Nova Acta Leop.-Carol. Halle. Bd. 92. 1910.
[51] U. F. Hausmann. Über die Zeugung und Entstehung des wahren weiblichen Eies bei den Säugethieren und Menschen. Hannover 1840.
R. Arndt. Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Ruthenknochens. Dissert. Erlangen 1890.
U. Gerhardt, zit. in [2].
G. Amantea. Ricerche sulla secrezione spermatica. Atti Acc. Linc. 5. ser. Rendic. vol. 23. 1914.
[52] J. Täntzer. Der Dianen Hohe und Niedere Jagd-Geheimnisse. 1. Teil. Leipzig 1734.
[53] E. Zander. Der Bau der Biene. Stuttgart 1911.
[54] Nach einer beiläufigen Bemerkung von U. Gerhardt (1913), zit. in [49].
[55] S. Fries. Fortpflanzung der einheimischen Chiropteren. Zool. Anz. Jahrg. 2. 1879.
B. Benecke. Über Reifung und Befruchtung des Eies bei den Fledermäusen. Zool. Anz. Jahrg. 2. 1879.
E. van Beneden et Ch. Julin. Maturation, fécondation et segmentation de l'oeuf chez les Cheiroptères. Arch. de Biol. tome 1. 1880.
H. A. Robin. Époque de l'accouplement des Chauves-souris. Bull. Soc. Philomath. Paris. 7. sér. tome 5. 1880/81.
M. Duval. Accouplement des chauves-souris. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. 10. sér. tome 2. 1895.

R. Rollinat et E. Trouessart. Reproduction des chauves-souris. Bull. Soc. Zool. France. vol. 20. 1895.
— Reproduction des chauves-souris. I. II. Mém. Soc. Zool. France. tome 9, 10. 1896, 1897.
O. Grosser. Die physiologische bindegewebige Atresie des Genitalkanals von Vesperugo noctula. Verh. Anat. Gesellsch. 17. Vers. 1903.
W. L. Hahn. Some habits and sensory adaptations of cave-inhabiting bats. Biol. Bull. vol. 15. 1908.
[58] A. Berlese. L'accoppiamento della Mosca domestica. Riv. Patolog. Veget. vol. 9. 1902.
C. G. Hewitt. Structure, development and bionomics of the house-fly. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 51, 52. 1907. 1908.
[57] R. N. Streiff. Über das „unpaare Organ" der Dipterenfamilie der Conopiden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 84. 1906.
[58] Th. Pintner. Begattungsakt bei Bandwürmern. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 9. 1891.
[59] P. Pelseneer. Recherches sur divers Opisthobranches. Mém. Cour. Sav. Étrang. Acad. R. Belg. tome 53. 1893.
A. Lang. Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Thiere. 2. Aufl. (bearbeitet von K. Hescheler). Jena 1900.
[60] P. Pelseneer. La condensation embryogénique chez un Nudibranche. Trav. Stat. Zool. Wimereux. tome 7. 1899.
[61] A. Gruber. Generationsorgane der freilebenden Copepoden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 32. 1879.
[62] T. H. Järvi. Vaginalorgane einiger Lycosiden. Festschr. Palmén. Bd. 1. Helsingsfors 1905—07.
V. von Engelhardt. Weibliche Kopulationsorgane einiger Spinnen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 96. 1910.
T. H. Järvi. Das Vaginalsystem der Sparassiden. I. Allgem. Teil. Helsingsfors 1912.
[63] Gudden. Beiträge zur Lehre von der Scabies. Würzb. medic. Ztschr. Bd. 2. 1861.
A. Nalepa. Anatomie der Tyroglyphen. I. II. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 90, 92. 1885, 1886.
A. D. Michael. British Tyroglyphidae. vol. 1. London 1901.
E.-L. Trouessart. Mode de fécondation des Sarcoptides et des Tyroglyphides. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. tome 56. 1904.
[64] H. Stitz. Genitalapparat der Neuropteren. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 27. 1909.
[65] Lacaze-Duthiers. Armure génitale femelle des Lépidoptères. Ann. Scienc. natur. Zool. 3. sér. tome 19. 1853.
H. Stitz. Genitalapparat der Mikrolepidopteren. 2. Der weibliche Genitalapparat. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 15. 1902.
W. Petersen. Morphologie der Generationsorgane der Schmetterlinge. Mém. Acad. Impér. Scienc. Pétersbourg. 8. sér. vol. 16. 1905.
— Spermatophoren der Schmetterlinge. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 88. 1907.
[66] C. Ribaga. Organo particolare delle cimici dei letti. Riv. Patolog. Veget. vol. 5. 1897.
A. Berlese. Fenomeni che accompagnano la fecondazione in taluni insetti. Riv. Patolog. Veget. vol. 6,7. 1898/99.
A. Hase. Kopulationsvorgang bei der Bettwanze. Sitz.ber. Gesellsch. Nat. Freunde Berlin. Jahrg. 1918.
[67] M. Braun. Cestodes. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1894—1900.
[68] M. Braun. Trematodes. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1893.
A. Looss. Ist der Laurersche Kanal der Trematoden eine Vagina? Ctrbl. Bakt. Paras. Bd. 13. 1893.
T. Odhner. Homologien der weiblichen Genitalwege bei den Trematoden und Cestoden. Zool. Anz. Bd. 39. 1912.
[69] L. Cohn. Zwei neue Distomen. Ctrbl. Bakt. Paras. I. Abt. Orig. Bd. 32. 1902. Bd. 34. 1903.
[70] A. Looss. Die Distomen unserer Fische und Frösche. Bibl. Zool. Heft 16. 1894.
[71] W. Petersen (1905), zit. in [65].
[72] R. Owen. Generation of the marsupial animals. Philosoph. Transact. Roy. Soc. London. vol. 124. 1834.
R. Brass. Beiträge zur Kenntnis des weiblichen Urogenitalsystems der Marsupialen. Dissert. Leipzig 1880.
J. J. Lister and J. J. Fletcher. Condition of the median portion of the vaginal apparatus in the Macropodidae. Proc. Zool. Soc. London for 1881.
J. J. Fletcher. Urogenital organs in females of Kangaroos. I. II. Proc. Linn. Soc. N. S.-Wales. vol. 7. 1883. vol. 8. 1884.
E. C. Stirling. Female organs of generation of the Kangaroo. Proc. Zool. Soc. London for 1889.
J. P. Hill. Placentation of Perameles. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 40. 1898.
Foetal membranes, placentation and parturition of Dasyurus. Anat. Anz. Bd. 18. 1900.
A. J. P. van den Broek. Weibliche Geschlechtsorgane der Beuteltiere. Petrus Camper. Deel 3. 1905.
[73] O. Fuhrmann. Ein getrennt geschlechtlicher Cestode. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 20. 1904.

[71] K. Wolffhügel. Beitrag zur Kenntnis der Vogelhelminthen. Dissert. Basel. 1900.
W. Clerc. Cestodes d'oiseaux de l'Oural. III. Ctrbl. Bakt. Paras. I. Abt. Orig. Bd. 43. 1907.
[75] A. Luther. Gattung Macrostoma. Festschrift Palmén. Bd. 1. Helsingfors 1905—07.
[76] J. Wilhelmi. Tricladen. Fauna Flora Neapel. Monogr. 32. 1909.
[77] A. Lang. Polycladen. Fauna Flora Neapel. Monogr. 11. 1884.
W. A. Haswell. Australian Polyclads. Transact. Linn. Soc. London. 2. ser. vol. 9. Zool. 1907.
S. Bock. Studien über Polycladen. Zool. Bidrag Uppsala. Bd. 2. 1913.
[78] L. Plate. Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 19. 1886.
E.-F. Weber. Rotateurs des environs de Génève. Arch. de Biol. tome 8. 1888.
E. Maupas. Multiplication et fécondation de l'Hydatina senta. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 111. 1890.
E.-F Weber. Fauna rotatorienne du bassin du Léman. Rev. Suisse. Zool. tome 5. 1898.
Cl. Hamburger. Männchen von Lacinularia. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 86. 1907.
H. Krätzschmar. Polymorphismus von Anuraea aculeata. Int.nat. Revue Hydrob. Bd. 1. 1908.
[79] S. F. Harmer. Anatomy of Dinophilus. Journ. Mar. Biol. Assoc. N. S. vol. 1. 1889/90.
Cr. Shearer. Sex determination in Dinophilus. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 57. 1912.
H. Nachtsheim. Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus. Arch. mikr. Anat. Bd. 93. Abt. II. 1919.
[80] W. A. Haswell. On a new Histriobdellid. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 43. 1900.
Cr. Shearer. Anatomy of Histriobdella homari. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 55. 1910.
[81] C. O. Whitman. Spermatophores as a means of hypodermic impregnation. Journ. of Morph. vol. 4. 1891.
A. Kowalevsky. Imprégnation hypodermique chez l'Haementeria. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 129. 1899.
— Étude biologique de l'Haementeria. Mém. Acad. Impér. Scienc. Pétersbourg. 8. sér. vol. 11. 1900.
— Fécondation chez l'Helobdella algira. Mém. Soc. Zool. France. tome 13. 1900.
E. Brumpt. Reproduction des Hirudinées. Mém. Soc. Zool. France. tome 13. 1900.
G. Brandes. Die Begattung der Hirudineen. Abh. Nat.forsch. Gesellsch. Halle. Bd. 22. 1901.

Zu Kapitel 11: Haftorgane, Greif- und Klammerapparate im Dienste geschlechtlicher Betätigung.

[1] F. Vejdovsky. Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 60. 1895.
[2] E. Daday de Dées. Monographie systématique des Phyllopodes Anostracés. Ann. Scienc. Natur. Zool. 9. sér. tome 11. 1910.
[3] A. Vayssière. Mollusques Opisthobranches du golfe de Marseille. 3. partie. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille. Zool. tome 6. 1901.
[4] H. Nitsche. Geschlechtsorgane von Branchipus grubei. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 25. Suppl. 1875.
F. Spangenberg. Branchipus stagnalis. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 25. Suppl. 1875.
C. Claus. Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arb. Zool. Inst. Wien. tom. 6. 1886.
E. Daday de Dées, zit. in [2].
R. Owen. Anatomy of Vertebrates. vol. 3. London 1868.
A. Hénocque. Époque d'apparition etc. des cobayes mâles à la réproduction. Arch. de Physiol. année 23. 1891.
P. de Vescovi. Organo copulatore maschile dell'istrice. Boll. Soc. Romana Stud. Zool. vol. 4. 1895.
F. J. Cole. Morphology of the intromittent sac of the male Guinea-pig (Cavia cobaya). Journ. of Anat. and Physiol. vol. 32. 1898.
T. Tullberg. System der Nagethiere. Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsal. 3. ser. vol. 18. 1899.
C. Gruber. Äußere Genitalien bei Cavia cobaya. Morph. Jahrb. Bd. 36. 1907.
A. Buschke. Bedeutung der „Papillen" der Corona glandis. Mediz. Klinik. Jahrg. 5. Bd. II. 1909.
[6] E. Zander. Männliche Geschlechtsanhänge der Trichopteren. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 70. 1901.
[7] F.-J. Pictet. Histoire naturelle des Insectes Neuroptères. II. Éphémérines. Génève/Paris. 1843.
A. E. Eaton. Revisional monograph of recent Ephemeridae. Transact. Linn. Soc. London. Zool. 2. ser. vol. 3. 1888.
C. Bernhard. Über die vivipare Ephemeride Chloëon dipterum. Biol. Ctrbl. Bd. 27. 1907.
H. Drenkelfort. Biologie und Anatomie von Siphlurus. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 29. 1910.
C. Wesenberg-Lund. Fortpflanzungsverhältnisse der Süßwasserinsekten. Fortschr. Nat.wiss. Forsch. Bd. 8. 1913.
[8] U. Gerhardt. Copulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden. I. II. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 35. 37. 1913. 1914.
[9] F. Klapálek. Geschlechtsteile der Plecopteren. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 105. Abt. I. 1896.

[10] E. Zander. Männliche Geschlechtsanhänge der Hymenopteren. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 67. 1900.
J. Strohl. Copulationsanhänge der solitären Bienen. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 26. 1908.
[11] S. H. Scudder and E. Burgess. Asymmetrie in the appendages of hexapod insects. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. vol. 12. 1869.
F. B. White. Male genital armature in the european Rhopalocera. Transact. Linn. Soc. London. 2. ser. vol. 1. Zool. 1878.
Ph. H. Gosse. Clasping organs etc. of the Lepidoptera. Transact. Linn. Soc. London. 2. ser. vol. 2. Zool. 1882.
V. Klinkhardt. Beiträge zur Morphologie und Morphogenie des männlichen Genitalapparates der Rhopaloceren. Dissert. Erlangen 1899.
L. Poljanec. Morphologie der äußeren Geschlechtsorgane bei den männlichen Lepidopteren. Arb. Zool. Inst. Wien. tome 13. 1900.
Th. A. Chapman. Asymmetry in the males of Hemarine and other Sphinges. Transact. Entomol. Soc. London for 1902.
E. Zander. Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 74. 1903.
A. Meixner. Genitalapparat der Chloroclystis rectangulata. Ztschr. wiss. Insekt.biol. Bd. 2. 1906.
W. Roepke. Anatom. Untersuchungen an Standfußschen Lepidopterenbastarden. I. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 44. 1909.
[12] B. Grassi and A. Sandias. Constitution and development of the society of Termites. With appendices on ..... and on the Embiidae. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 39. 40. 1897. 1898.
A. L. Melander. Structure and development of Embia texana. Biol. Bull. vol. 4. 1903.
[13] K. Jordan. On mechanical selection and other problems. Novit. Zoolog. vol. 3. 1896.
[14] F. Westhoff. Bau des Hypopygiums der Gattung Tipula. Dissert. Münster 1882.
B. Th. Lowne. The anatomy, physiology, morphology and development of the Blow-Fly. vol. 2. London 1893—95.
L. Brüel. Geschlechtsausführwege samt Annexen von Calliphora erythrocephala. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 10. 1897.
W. Weseché. Genitalia of both the sexes in Diptera. Transact. Linn. Soc. London. 2. ser. vol. 9. Zool. 1906.
F. Stuhlmann. Beiträge zur Kenntnis der Tsetsefliege. Arb. Kais. Gesundheitsamt. Bd. 26. 1907.
G. Böttcher. Männliche Begattungswerkzeuge bei Sarcophaga. Deutsche Entomol. Ztschr. Jahrg 1912.
[15] L. Landois. Anatomie des Hundeflohes. Verh. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. Nat.forscher. Bd. 33. 1867.
O. Taschenberg. Die Flöhe. Halle 1880.
J. Wagner. Aphanipterologische Studien. I. Vermipsylla alacurt. Horae Soc. Entomol. Ross. tome 33. 1889.
[16] H. Stitz. Genitalapparat der Panorpaten. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 26. 1908.
T. Miyaké. Mecoptera of Japan. Journ. Coll. Agric. Tokyo. vol. 4. 1913.
[17] F. Koenike. Hydrachniden-Fauna von Madagaskar und Nossi-Bé. Abh. Senckenberg. Nat.-forsch. Gesellsch. Bd. 21. 1899.
R. Piersig. Deutschlands Hydrachniden. Zoologica. Heft 22. 1897—1900.
Ph. C. K. Thon. Copulationsorgane der Hydrachniden-Gattung Arrhenurus. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 10. Vers. 1900.
[18] Für Tipula beispielsweise dargelegt durch F. Westhoff, zit. in [14].
[19] E. Zander, zit. in [10].
[20] E. Zander. Der männliche Genitalapparat der Butaliden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 79. 1905.
[21] J. Kennel. Die palaearktischen Tortriciden. Zoologica. Heft 54. 1908ff.
[22] O. Hofmann. Die deutschen Pterophorinen. Ber. Nat.wiss. Ver. Regensburg. Heft 5. 1894/95.
[23] W. Rothschild and K. Jordan. A revision of the Sphingidae. Novit. Zool. vol. 9. Suppl. 1903.
[24] E. Hoffer. Die Schmarotzerhummeln Steiermarks. Mitth. Nat.wiss. Ver. Steiermark. Jahrg. 1888.
P. Marchal. La reproduction et l'évolution des guêpes sociales. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 4. 1896.
J. E. Kaiser. Die Acanthocephalen und ihre Entwicklung. Bibl. Zool. Heft 7. 1893.
A. Porta. Acantocefali dei pesci. Biologica. vol. 1. 1908.
E. B. Williamson. Copulation of Odonata. Entomol. News. vol. 17. 1906.
F. Ris. Kopulationsmarken bei Libellen. Deutsche Entomol. Nation. Bibl. Jahrg. 1. 1910.
E. M. Walker. North American dragon-flies of the genus Aeshna. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 1912.
C. Wesenberg-Lund. Odonaten-Studien. Int.nat. Revue Hydrob. Plankt. Bd. 6. 1913.

E. Schmidt. Morphologie des 2. und 3. Abdominalsegments bei männlichen Libellen. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 39. 1916.
F. Hornberger. Die Copula der Aeschna cyanea. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 55. 1918.
[27] H. B. Ward. Parasites of the lakefish. Proc. Amer. Microsc. Soc. vol. 15. 1894.
[28] E. Zeller. Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Polystomen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 27. 1876.
[29] v. Linstow. Neue Art der Copula bei Distomen. Zool. Anz. Bd. 28. 1905.
[30] E. Zeller. Entwicklung des Diplozoon paradoxum. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 22. 1872.
— Geschlechtsapparat des Diplozoon paradoxum. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 36. 1888.
[31] H. Eisig. Capitelliden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 16. 1887.
[32] É.-G. Racovitza. Sur la Micronereis variegata. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 116. 1893.
[33] F. Vejdovský. System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884.
[34] É.-G. Racovitza. Moeurs et reproduction de la Rossia macrosoma. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 2. 1894.
— Accouplement de quelques Céphalopodes. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 118. 1894.
G. Jatta. Cefalopodi. Fauna Flora Neapel. Monogr. 23. 1896.
W. Th. Meyer. Anatomie von Opisthoteuthis. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 85. 1907.
F. Levy. Copula von Sepiola atlantica. Zool. Anz. Bd. 39. 1912.
[35] F. Brauer. Beiträge zur Kenntnis der Phyllopoden. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 75. Abt. I. 1877.
[36] S. Lockwood. The horse foot crab. Americ. Natural. vol. 4. 1870.
F. S. Kingsley. Embryology of Limulus. Journ. of Morph. vol. 7. 1892.
G. Grimpe. Biologie des Pfeilschwanzkrebses. Blätt. Aquar. Terr.kunde. Jahrg. 1916.
[37] P. Mayer. Caprelliden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 6. 1882.
A. della Valle. Gammarini. Fauna Flora Neapel. Monogr. 20. 1893.
M. E. Smallwood. The salt-marsh Amphipod., Orchestia palustris. Cold Spring Harbor Monogr. III. 1905.
G. C. Embody. Distribution, food and reproductive capacity of some fresh-water Amphipods. Int.nat. Revue Hydrob. Biol. Suppl. 3. Ser. 1911/12.
[38] W. Giesbrecht. Pelagische Copepoden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 19. 1892.
[39] R. Issel. Biologia e morfologia dei crostacei decapodi. I. Paguridi. Archivio Zool. vol. 4. 1910.
[40] H. Coutière. Les Alpheidae. Ann. Scienc. Natur. Zool. 8. sér. tome 9. 1899.
[41] F. E. Beddard. Isopoda. I. Serolis. Rep. Chall. Exp. Zool. vol. 11. 1884.
[42] F. Leydig. Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen 1860.
A. Weismann. Naturgeschichte der Daphnoiden. VI. Samenbildung und Begattung. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 33. 1879.
W. Lilljeborg. Cladocera Sueciae. Nova Acta Soc. Scient. Upsal. 3. ser. vol. 19. 1890.
[43] A. E. Grube. Bemerkungen über die Phyllopoden. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 19. Bd. I. 1853.
A. S. Packard jun., A monograph of the Phyllopod Crustacea of North America. 12. Annual Rep. U. St. Geol. Survey. 1883.
[44] E. Ehlers. Die Krätzmilben der Vögel. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 23. 1873.
A. Berlese. Acari, Myriopoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta. vol. 2. Patavii 1884ff.
E. Nordenskiöld. Morphologie und Systematik der Hydrachniden. Acta Soc. Scient. Fenn. tom. 24. 1898.
F. Dahl. Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnentiere. Jena 1913.
[45] Ph. Bertkau. Geschlechtsunterschiede bei einheimischen Spinnen. Corresp. Bl. Nat.hist. Ver. pr. Rheinl. und Westfalens. 1880.
N. Banks. Secondary sexual characters in spiders. Proc. Entom. Soc. Washington. vol. 5. 1903.
[46] A. E. Eaton, zit. in [7].
H. Drenkelfort, zit. in [7].
C. Wesenberg-Lund, zit. in [7].
[47] H. Müller. Anwendung der Darwinschen Lehre auf Bienen. Verh. Nat.hist. Ver. Pr. Rheinl. und Wetsfalens. Jahrg. 29. 1872.
H. Friese. Biologie der solitären Blumenwespen. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 5. 1881.
W. H. Müller. Proterandrie der Bienen. Dissert. Jena 1882.
H. L. O. Schmiedeknecht. Apidae Europaeae. Berlin 1882—84.
H. von Buttel-Reepen. Phylogenetische Entstehung des Bienenstaates. Biol. Ctrbl. Bd. 23. 1903.
[48] P. Cameron. A monograph of the british phytophagous Hymenoptera. London 1882—85.
[49] Zum folgenden vor allem:
G. Simmermacher. Haftapparate an Tarsalgliedern von Insekten. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 40. 1884.
[50] K. Heider. Die Embryonalentwicklung des Hydrophilus piceus. Jena 1889.
[51] O. Törne. Die Saugnäpfe der männlichen Dytisciden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 29. 1910.
J. Chatany. Sur le tarse des Dytiscides. Ann. Soc. Entomol. France. vol. 79. 1910/11.
H. Blunck. Morphologie und Physiologie der Haftscheiben von Dytiscus marginalis. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 100. 1912.

H. Blunck. Das Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis. I. Die Begattung. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 102. 1912.
[52] G. W. Müller. Ostracoden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 21. 1894.
[53] Ph. Bertkau, zit. in [45].
G. W. and E. G. Peckham. Sexual selection in spiders of the family Attidae. Occas. Papers Nat. Hist. Soc. Wisconsin. vol. 1. 1889.
N. Banks, zit. in [45].
F. Dahl, zit. in [44].
[54] W. Giesbrecht, zit. in [38].
O. Schmeil. Deutschlands freilebende Süßwasser-Copepoden. I—III. Bibl. Zool. Heft 11, 15, 21. 1892—96.
W. Giesbrecht. Asterocheriden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 25. 1899.
E. Wolf. Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 22. 1905.
S. J. Holmes. Sex recognition in Cyclops. Biol. Bull. vol. 16. 1909.
[55] O. M. Reuter. Études sur les Collemboles. I. Acta Soc. Scient. Fennicae. tom. 12. 1883.
K. M. Levander. Biologische Beobachtungen über Sminthurus. Acta Soc. Faun. Flor. Fenn. vol. 9. 1894.
O. J. Lie-Pettersen. Biologisches über norwegische Collembola. Bergens Mus. Aarbog. 1899.
[56] Brehms Tierleben. 4. Aufl. Die Vielfüßler, Insekten und Spinnenkerfe. Neu bearbeitet von R. Heymons. Leipzig/Wien 1915.
[57] E. Mjöberg. Studien über Mallophagen und Anopluren. Arkiv för Zoologi. Bd. 6. 1910.
[58] R. Buchholz. Branchipus Grubii. Schrift. Phys. Oek. Gesellsch. Königsberg. Jahrg. 4. 1863.
F. Spangenberg, zit. in [4].
A. S. Packard jun., zit. in [43].
A. Brauer. Ei von Branchipus Grubii. Abh. Akad. Wiss. Berlin. Aus dem Jahre 1892.
E. Daday de Dées, zit. in [2].
[59] E. Zeller. Über Triton viridescens. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württembergs. Jahrg. 47. 1891.
H. von Eggeling. Zur Phylogenie der sog. Schenkelporen. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 51. 1914.
[60] F. Schaefer. Schenkeldrüsen der Eidechsen. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 68. Bd. I. 1902.
F. Tölg. Drüsenartige Epidermoidalorgane der Eidechsen. Arb. Zool. Inst. Wien. tom. 15. 1905.
[61] W. J. Schmidt. Die Haut der Geckoniden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 101. 1912.
[62] R. Wiedersheim. Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europaeus. Morph. Jahrb. Bd. 1. 1876.
[63] R. L. Moodie. Clasping organs of extinct and recent Amphibia. Biol. Bull. vol. 14. 1908.
[64] H. von Eggeling, zit. in [59].
[65] H. von Eggeling. Die Schenkeldrüsen der Anuren. Ztschr. Morph. Anthropol. Bd. 18. 1914.
[66] L. Camerano. Scelta sessuale negli Anfibi anuri. Atti Accad. Scienze Torino. vol. 15. 1879.
G. Gaupp. A. Eckers und R. Wiedersheims Anatomie des Frosches. I. Abt. 3. Aufl. Braunschweig 1896.
B. Dürigen. Deutschlands Amphibien und Reptilien. Magdeburg 1897.
M. Phisalix. Glande branchiale du Pelobates. Bull. Mus. Hist. nat. Paris. tome 16. 1910.
J. Meisenheimer. Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. II. Jena 1912.
W. Harms. Auftreten von cyclischen sekundären Sexusmerkmalen bei Rana fusca. Zool. Anz. Bd. 42. 1913.
[67] F. Werner. Lurche. In Brehms Tierleben. 4. Aufl. Leipzig und Wien 1912.
[68] J. von Bedriaga. Begattung bei einigen geschwänzten Amphibien. Zool. Anz. Jahrg. 5. 1882. Jahrg. 16. 1893.
F. Werner, zit. in [67].
[69] H. Chr. C. Mortensen. Begattung der Lacerta vivipara und agilis. Zool. Anz. Jahrg. 10. 1887.
[70] W. B. Benham. On Kynotus cingulatus. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 38. 1896.
O. Duboscq. Alma Zebanguii et les Alminae. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 10. 1902.
L. Cognetti de Martiis. I cosidetti „peni" dei Criodrilini. Atti Accad. Scienz. Torino. vol. 43. 1908.
[71] F. Leydig. Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. Arch. Anat., Physiol., wiss. Medicin. Jahrg. 1851.
B. Dean. Development of a Chimaeroid. Biol. Bull. vol. 4. 1903.
[72] P. Mégnin et E. L. Trouessart. Les Sarcoptides plumicoles. Journ. de Micrographie. tome 8. 1884.
A. Berlese, zit. in [11].
A. Nalepa. Anatomie der Tyroglyphen. I. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 90. 1885.
E. Trouessart. Reproduction des Sarcoptides. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. 9. sér. tome 5. 1893.

A. D. Michael. British Tyroglyphidae. vol. 1. London 1901.
[73] C. Gegenbaur. Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1855.
C. Grobben. Morphologie des Fußes der Heteropoden. Arb. Zool. Inst. Wien. tom. 7. 1888.
A. Krasucki. Anatomie und Histologie der Heteropoden. Anz. Akad. Wiss. Krakau. B. Année 1911. 1912.
E. Reupsch. Anatomie und Histologie der Heteropoden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 102. 1912.
[74] H. Friese, zit. in [47].
[75] H. H. Newman. Spawing behavior and sexual dimorphism in Fundulus. Biol. Bull. vol. 12. 1907.
— Contact organs in the Killifishes. Biol. Bull. vol. 17. 1909.
[76] J. Heckel und R. Kner. Die Süßwasserfische der österreichischen Monarchie. Leipzig 1858.
C. Th. E. von Siebold. Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1863.
F. Leydig, Integument brünstiger Fische und Amphibien. Biol. Ctrbl. Bd. 12. 1892.
J. Reighard. Breeding habits and function of the pearl organs in Eventognathi. Science. N. S. vol. 19. 1904.
— The pearl organs of american minnows etc. Science. N. S. vol. 31. 1910.
— Breeding habits of the horned dace. Bull. Bur. Fish. vol. 28. 1908. pt. 2. Washington 1910.
O. Steche. Fische. In Brehms Tierleben. 4. Aufl. Leipzig und Wien 1914.
[77] W. Grote, C. Vogt und B. Hofer. Die Süßwasserfische von Mittel-Europa. Leipzig 1909.
[78] A. Looss. Anatomie und Histologie der Bilharzia haematobia. Arch. mikr. Anat. Bd. 46. 1895.
[79] T. Odhner. Zum natürlichen System der digenen Trematoden. Zool. Anz. Bd. 41. 1913.

Zu Kapitel 12: Die spezifisch geschlechtlichen Reizorgane mechanischer Art und die Wollustorgane.

[1] E. Zeller. Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Polystomen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 27. 1876.
[2] F. Brauer. Zur Kenntnis der Phyllopoden. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 65. Abt. 1. 1872.
[3] J. von Bedriaga. Begattung bei einigen geschwänzten Amphibien. Zool. Anz. Jahrg. 5. 1882.
[4] E. J. Bles. Life-history of Xenopus laevis. Transact. Roy. Soc. Edinburgh. vol. 41. 1905.
[5] G. Peracca. Riproduzione della Iguana. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino. vol. 6. 1891.
[6] U. F. Hausmann. Über die Zeugung und Entstehung des wahren weiblichen Eies bei den Säugethieren und Menschen. Hannover 1840.
[7] U. Gerhardt. Morphologische und biologische Studien über die Kopulationsorgane der Säugetiere. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 39. 1904.
[8] H. de Saussure. Études sur les Myriapodes et les Insectes. In: Miss. scient. Mex. Amér. centr. Rech. zool. 6. partie. Paris 1870.
L. O. Howard. Excessive voracity of the female Mantis. Science. vol. 8. 1886.
C. V. Riley and L. O. Howard. The female rear-horse versus the male. Insect life. vol. 5. 1893.
H. Przibram. Lebensgeschichte der Gottesanbeterinnen. Ztschr. wiss. Insect.biol. Bd. 3. 1907.
[9] A. Moll. Untersuchungen über die Libido sexualis. 1. Bd. Berlin 1897.
[10] Vergl. beispielsweise bei: F. Guitel. Moeurs de trois Blenniidés. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 1. 1893.
[11] W. Kükenthal. Untersuchungen an Walen. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 45. 1909.
[12] U. Gerhardt, zit. in [7].
[13] E. Mäder. Anatomie der Glans penis der Haustiere. Arch. wiss. prakt. Tierheilkunde. Bd. 33. 1907.
W. Ellenberger und H. Baum. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 12. Aufl. Berlin 1908.
[14] E. de Pousargues. Appareil génital male des Orang-Outans. Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. 3. sér. tome 7. 1895.
[15] E. Mäder, zit. in [13].
R. Wagner. Histol. und anatom. Untersuchungen über die männl. Geschlechtsorgane, insbesondere den Penis von Felis domestica. Dissert. Leipzig 1909.
[16] O. Röder. Männliches Begattungsorgan der Feliden. Arch. wiss. prakt. Tierheilkunde. Bd. 20. 1894.
[17] P. Vlacovič. Apparecchio sessuale de' monotremi. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 9. 1852.
R. Disselhorst. Die männlichen Geschlechtsorgane der Monotremen und einiger Marsupialien. Denkschr. med.-naturwiss. Gesellsch. Jena. Bd. 6. 2. Teil. 1904—08.
[18] A. H. Young. Male generative organs of the Koala. Journ. of Anat. Physiol. vol. 13. London 1879.
A. J. P. v. d. Broek. Bau der männlichen Geschlechtsorgane der Beuteltiere. Morph. Jahrb. Bd. 41. 1910.
[19] W. Kaudern. Männliche Geschlechtsorgane bei Insectivoren. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 24. 1907.
J. Kazzander. Anatomie des Penis beim Maulwurfe. Zool. Anz. Bd. 39. 1912.

[20] M. Rauther. Neue Beiträge zur Kenntnis des Urogenitalsystems der Säugetiere. Denkschr. med.-naturwiss. Gesellsch. Jena. Bd. 15. 1909.
[21] A. W. Otto. Über die Viverra hermaphrodita. Acta Acad. Leop. Carol. Nat. Cur. vol. 17. 1835.
[22] U. Gerhardt, zit. in [7].
W. Kaudern. Männliche Geschlechtsorgane von Insectivoren und Lemuriden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 31. 1910.
[23] Th. Gilbert. Os priapi der Säugethiere. Morph. Jahrb. Bd. 18. 1892.
T. Tullberg. Über das System der Nagethiere. Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsal. 3. ser. vol. 18. 1899.
C. Gruber. Bau und Entwicklung der äußeren Genitalien bei Cavia cobaya. Morph. Jahrb. Bd. 36. 1907.
A. Buschke. Bedeutung der „Papillen" der Corona glandis . Medizin. Klinik. Jahrg. 5. 1909. Bd. II.
[24] A. Buschke, zit. in [23].
H. Friedenthal. Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen. 5. Lief. Sonderformen der menschlichen Leibesbildung. Jena 1910.
[25] H. A. Robin. Recherches anatomiques sur les mammifères de l'ordre des Chiroptères. Thèse de Paris. 1881.
Th. Gilbert, zit. in [23].
[26] W. Liebe. Das männliche Begattungsorgan der Hausente. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 51. 1914.
[27] F. Leydig. Über die einheimischen Schlangen. Abh. Senckenberg. Nat.forsch. Gesellsch. Bd. 13. 1883.
Th. Neumann. Untersuchungen über den Begattungsapparat der Schlangen. Dissert. Leipzig 1884.
E. D. Cope. Classification of the Ophidia. Transact. Americ. Philosoph. Soc. N. S. vol. 18. 1896.
P. Unterhössel. Kloake und Phallus der Eidechsen und Schlangen. Morph. Jahrb. Bd. 30. 1902.
[28] O. Buchner. Bau der einheimischen Planorbiden. Jahr.hefte Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg. Jahrg. 47. 1891.
[29] H. J. Hansen and W. Sörensen. On two orders of Arachnida. Cambridge 1904.
[30] L. von Graff. Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig 1882.
O. Fuhrmann. Die Turbellarien der Umgebung von Basel. Revue Suisse Zool. tome 2. 1894.
[31] H. Sabussow. Kristalloide in den Kernen von Epithelzellen bei Planarien. Zool. Anz. Bd. 33. 1908.
[32] L. Plate. Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. II. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 7. 1894.
[33] G. L. Kobelt. Die männlichen und weiblichen Wollust-Organe des Menschen und einiger Säugethiere. Freiburg 1844.
[34] v. Miklucho-Maclay. Perforatio glandis penis bei den Dajaks auf Borneo und analoge Sitten auf Celebes und auf Java. Ztschr. Ethnol. Bd. 8. 1876.
F. Hagen. Ethnographisches von Sumatras Ostküste. Corresp.blatt Deutsch. Gesellsch. Anthrop., Ethnol. und Urgeschichte. Jahrg. 11. 1880.
Staudinger. Reizsteine des Penis auf Sumatra. Ztschr. Ethnol. Bd. 23. 1891.
Lehmann-Nitsche. Geskel der Araucaner. Ztschr. Ethnol. Jahrg. 32. 1900.
[35] J. von Bedriaga. Begattung bei einigen geschwänzten Amphibien. Zool. Anz. Jahrg. 5. 16. 1882. 1893.
P. Kammerer. Regeneration sekundärer Sexualcharaktere bei den Amphibien. Arch. Entw.-mech. Bd. 25. 1908.
[36] J. Bauhof. Paarungsweise der griechischen Landschildkröte. Zool. Garten. Jahrg. 31. 1890.
G. A. Boulenger. Secondary sexual characters in Homopus. Proc. Zool. Soc. London for 1890.
[37] J. F. Meckel. Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica. Lipsiae 1826.
C. J. Martin and F. Tidswell. Femoral gland of Ornithorhynchus and its secretion. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. 2. ser. vol. 9. 1895.
R. Semon. Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen. Denkschr. med.-naturwiss. Gesellsch. Jena. Bd. 5. 1894—97.
[38] L. von Graff. Acoela, Rhabdocoela und Alloeocoela etc. von Amerika. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 99. 1911.
[39] A. Wirén. Studien über die Solenogastren. II. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 25. 1892.
H. Heath. The Solenogastres (Albatross). Mem. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. vol. 45. 1911.
[40] H. von Ihering. Morphologie und Systematik des Genitalapparates von Helix. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 54. 1892.
J. Meisenheimer. Begattungsvorgang und Eiablage von Helix pomatia. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 25. 1907.
A. Lang. Über die Bastarde von Helix hortensis und Helix nemoralis. Jena 1908.
H. Simroth. Ursprung des Liebespfeiles. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 19. Vers. 1909.
Pulmonaten. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1912.
[41] H. von Ihering, zit. in [40].

[42] L. Plate, zit. in [32].
[43] H. Simroth. Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 42. 1885.
[44] K. W. Verhoeff. Über Diplopoden. Jahr.hefte Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg. Jahrg. 66. 1910.
[45] C. Gegenbaur. Modifikationen des Skeletts der Hintergliedmaßen bei den Männchen der Selachier und Chimaeren. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 5. 1870.
[46] J. P. Schtschelkanowzew. Bau der männlichen Geschlechtsorgane von Chelifer und Chernes. Festschr. 60. Geburtstag R. Hertwigs. Bd. 2. Jena 1910.
[47] J. Dück. Ein Liebesspiel einer Hauskatze. Zool. Anz. Bd. 45. 1915.
[48] O. Röder, zit. in [16].
[49] W. Hartwig. Fortpflanzung von Helix lactea und nudata. Zool. Garten. Jahrg. 28. 1887.
J. Meisenheimer, zit. in [40].
[50] R. von Krafft-Ebing. Psychopathia sexualis. 13. Aufl. Stuttgart 1907.
A. Moll. Handbuch der Sexualwissenschaften. Leipzig 1912.
[51] J. Meisenheimer, zit. in [40].
[52] H. Gadow. Cloaca and copulatory organs of the Amniota. Philos. Transact. Roy. Soc. London. B. vol. 178. 1886.
[53] W. Liebe, zit. in [26].
[54] G. L. Kobelt, zit. in [33].
O. Röder, zit. in [16].
W. Waldeyer. Das Becken. Bonn 1899.
E. Mäder, zit. in [13].
A. Buschke, zit. in [23].
S. Baglioni. Besondere Druckempfindlichkeit der Glans penis. Arch. ges. Physiol. Bd. 150. 1913.
G. Amantea. Reflexogene Hautzone des Penis des Hundes. Arch. ges. Physiologie. Bd. 154. 1913.
[55] G. L. Kobelt, zit. in [33].
R. Schmaltz. Das Geschlechtsleben der Haussäugetiere. In Harms Lehrbuch der tierärztlichen Geburtshilfe. Berlin 1912.
[56] O. Huber. Brunstwarzen bei Rana temporaria. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 45. 1887.
R. Hulanicka. Proéminences tactiles génitales etc. de Rana temporaria. Anz. Akad. Wiss. Krakau. B. 1912.
[57] M. Phisalix. Structure et signification des poils du Trichobatrachus robustus. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. tome 16. 1910.
W. Kükenthal. Hair-like appendages in the frog Astylosternus robustus. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. vol. 53. 1912.

Zu Kapitel 13: Die Formen der geschlechtlichen Annäherung usw. I. Der Kontrektationstrieb.

[1] A. Moll. Untersuchungen über die Libido sexualis. 1. Bd. Berlin 1897.
[2] E. Korschelt. Lebensdauer, Altern und Tod. Beiträge Pathol. Anat. und Allgem. Pathol. Bd. 63. 1917.
[3] Die folgenden Ausführungen stützen sich da, wo keine besondere Literatur angemerkt ist, vor allem auf:
W. Heape. The „sexual season" of mammals. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 44. 1901.
[4] M. Kulischer. Die geschlechtliche Zuchtwahl bei den Menschen in der Urzeit. Ztschr. Ethnol. Bd. 8. 1876.
H. Ellis. Geschlechtstrieb und Schamgefühl. 2. Aufl. Würzburg 1901.
M. Marcuse. Geschlechtstrieb und „Liebe" des Urmenschen. Sexual-Probleme. 1909.
[5] E. Selenka. Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. 4. Heft. Wiesbaden 1886.
[6] J. Tandler und S. Grosz. Saisondimorphismus des Maulwurfhodens. Arch. Entw.mech. Bd. 33. 1912.
[7] A. Ärnbäck-Christie-Linde. Bau der Soriciden. Morph. Jahrb. Bd. 36. 1907.
[8] H. A. Robin. Époque de l'accouplement des chauves-souris. Bull. Soc. Philomath. Paris. 1881.
[9] W. Heape. Menstruation of Semnopithecus. Phil. Transact. Roy. Soc. London. Ser. B. vol. 185. 1894.
— zit in [3].
F. H. A. Marshall. The oestrus cycle etc. in the sheep. Phil. Transact. Roy. Soc. London. Ser. B. vol. 196. 1904.
— The oestrus cycle in the common ferret. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 48. 1905.
M. van Herwerden. Menstrueelen cyclus. Tijd. Nederl. Dierk. Ver. 2. ser. Deel 10. 1906.
F. H. A. Marshall and W. A. Jolly. Oestrus cycle in the dog. Phil. Transact. Roy. Soc. London. Ser. B. vol. 198. 1906.

F. Hitschmann und L. Adler. Bau der Uterusschleimhaut des geschlechtsreifen Weibes mit bes. Berücksichtigung der Menstruation. Monatsschr. Geburtsh. Gynäk. Bd. 27. 1908.
K. Keller. Bau des Endometriums beim Hunde. Anat. Hefte. I. Abt. Heft 118. 1909.
O. Grosser. Vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Eihäute und der Placenta. 1909.
[10] G. Dubreuil et Cl. Regaud. Action du mâle sur le rut et l'ovulation chez la lapine. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. tome 66. 1909.
[11] W. H. Longley. Maturation of the egg and ovulation in the domestic cat. Science. N. S. vol. 31. 1910.
[12] O. Grosser, zit. in [9].
[13] B. Benecke. Reifung und Befruchtung des Eies bei den Fledermäusen. Zool. Anz. Jahrg. 2. 1879.
S. Fries. Fortpflanzung der einheimischen Chiropteren. Zool. Anz. Jahrg. 2. 1879.
[14] Th. Bischoff. Entwicklungsgeschichte des Rehes. Gießen 1854.
F. Keibel. Zur Entwicklungsgeschichte des Rehes. Verh. Anat. Gesellsch. 13. Vers. 1899.
[15] H. Strahl. In der Diskussion zu F. Keibel, zit. in [14].
[16] W. Heape. Ovulation and degeneration of ova in the rabbit. Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. vol. 76. 1905.
F. H. A. Marshall (1905), zit. in [9].
W. H. Longley, zit. in [11].
W. B. Kirkham. Ovulation in mammals. Biol. Bull. vol. 18. 1910.
[17] J. Sobotta. Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. mikr. Anat. Bd. 45. 1895.
[18] E. Ehlers. Die Borstenwürmer. Bd. 1. Leipzig 1864—68.
E. Claparède. Les Annélides chétopodes du golfe de Naples. Suppl. Mém. Soc. Phys. Genève. tome 20. 1870.
[19] P. C. Mensch. Stolonization in Autolytus varians. Journ. of Morph. vol. 16. 1900.
[20] E. Canu. Les Copépodes du Boulonnais. Trav. Labor. Zool. Wimereux. tome 6. 1892.
W. Giesbrecht. Pelagische Copepoden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 19. 1892.
[21] F. A. Kolenati. Der Gletschergast. Bull. Acad. Impér. Scienc. Pétersbourg. Classe phys.-math. tome 5. 1847.
[22] B. Dürigen. Deutschlands Amphibien und Reptilien. Magdeburg 1897.
P. Kammerer. Regeneration sekundärer Sexualcharaktere bei den Amphibien. Arch. Entw.-mech. Bd. 25. 1908.
[23] L. C. Miall and A. Denny. The structure and life-history of the cockroach. London 1886.
[24] F. Werner. Orthoptera Blattaeformia. (Ergebn. Forsch.reise ägypt. Sudan. VIII.) Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 116. 1907.
[25] A. Targioni Tozzetti. Studii sulle cocciniglie. Mem. Soc. Ital. Scienze natur. tom. 3. Milano 1867.
R. Newstead. Monograph of the Coccidae of the British Isles. London 1901. 1903.
[26] R. Chevrel. Diptère marin du genre Clunio. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 2. 1894.
[27] R. Heymons. Die Vielfüßler, Insekten und Spinnenkerfe. In Brehms Tierleben. 4. Aufl. Leipzig und Wien 1915.
[28] F.-J. Pictet. Histoire naturelle des Insectes Neuroptères. I. Famille des Perlides. Genève et Paris 1841.
F. Klapálek. Geschlechtsteile der Plecopteren. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 105. Abt. I. 1896.
F. Ris. Kurzflügelige Perliden. Mitth. Schweiz. Entomol. Gesellsch. Bd. 10. 1903.
[29] V. Willem. Description de Prestwichia aquatica. Bull. Scient. France et Belg. tome 30. 1897.
H. Blunck. Entwicklung des Dytiscus marginalis. 1. Das Embryonalleben. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 111. 1914.
[30] R. Newstead, zit. in [25].
[31] F. Leydig. Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen 1860.
W. Lilljeborg. Cladocera Sueciae. Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsal. 3. ser. vol. 19. 1900.
[32] A. Della Valle. Gammarini. Fauna Flora Neapel. Monogr. 20. 1893.
[33] C. Claus. Organismus der Nebaliden. Arb. Zool. Inst. Wien. tom. 8. 1889.
[34] G. O. Sars. Beskrivelse af .... fundne Cumaceer. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 9. 1871.
J. Burmester. Beiträge zur Anatomie und Histologie von Cuma Rathkii. Dissert. Kiel. 1883.
A. Gerstaecker und A. E. Ortmann. Crustacea (Malacostraca). In Bronns Kl. u. Ordn. 1901.
[35] C. Chun. Atlantis. IV. Sekundäre Geschlechtscharaktere der Männchen von Phronima. Bibl. Zool. Heft 19. 1895.
J. Vosseler. Amphipoden der Plankton-Expedition. I. Hyperiidea. Ergebn. Plankt.-Exp. Bd. 2. 1901.
[36] C. Bovallius. The Oxycephalids. Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsal. 3. ser. vol. 14. 1891.
[1] Ch. E. Williams. Life history of Gongylus gongyloides. Transact. Entomol. Soc. London for 1904.
[7] H. Müller. Anwendung der Darwinschen Lehre auf Bienen. Verh. Nat.hist. Ver. pr. Rheinl. und Westfalens. Jahrg. 29. 1872.

P. Cameron. A monograph of the british phytophagous Hymenoptera. London 1882—85.
H. Friese. Biologie der solitaren Blumenwespen. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 5. 1891.
O. Schenk. Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 17. 1903.
[39] F. Nieden. Der sexuelle Dimorphismus der Antennen bei den Lepidopteren. Ztschr. wiss. Insekt.biol. Bd. 3. 1907.
[40] W. A. Nagel. Vergl. physiol. und anatom. Untersuchungen uber den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibl. Zool. Heft 18. 1894.
O. Schenk, zit. in 38.
F. Nieden, zit. in [39].
[41] G. Hauser. Geruchsorgan der Insekten. Ztsch. wiss. Zool. Bd. 34. 1880.
[42] F. Germer. Bau und Lebensweise der Lymexyloniden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 101. 1912.
[43] A. Della Valle, zit. in [32].
[44] P. Cameron, zit. in [38].
E. Zander. Der Bau der Biene. Stuttgart 1911.
K. Escherich. Die Ameise. 2. Aufl. Braunschweig 1917.
[45] W. Dietrich. Die Facettenaugen der Dipteren. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 92. 1909.
[46] A. E. Eaton. Revisional monograph of recent Ephemeridae. Transact. Linn. Soc. London. Zool. 2. ser. vol. 3. 1888.
C. Zimmer. Die Facettenaugen der Ephemeriden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 63. 1898.
[47] Vergl. zum folgenden des näheren etwa:
R. Demoll. Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig 1917.
[48] J. Pérez. Rapprochement des sexes chez certains Dipteres. Bull. Scient. France et Belg. tome 45. 1911.
[49] C. Zimmer, zit. in [46].
C. Bernhard. Über die vivipare Ephemeride Chloëon dipterum. Biol. Centrbl. Bd. 27. 1907.
H. Drenkelfort. Biologie und Anatomie von Siphlurus. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 29. 1910.
C. Wesenberg-Lund. Fortpflanzungsverhaltnisse der Süßwasserinsekten. Fortschr. Nat.wiss. Forsch. Bd. 8. 1913.
[50] C. Cornelius. Beitrage zur näheren Kenntnis der Palingenia longicauda. Elberfeld 1848.
C. Zimmer, zit. in [46].
[51] E. Chevreux. Amphipodes des premières campagnes de la Princesse-Alice. Mém. Soc. Zool. France. tome 8. 1895.
[52] P. Pelseneer. Embryologie des Gastropodes. Mém. Acad. Roy. Belg. 2. sér. tome 3. 1911.
[53] É.-G. Racovitza. Notes de Biologie. III. Rossia macrosoma. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 2. 1894.
G. A. Drew. Sexual activities of the squid, Loligo pealii. Journ. of Morph. vol. 22. 1911.
[54] P. Krüger. Oogenese bei Harpacticiden. Arch. Zellforsch. Bd. 6. 1911.
[55] F. Karsch. Paderastie und Tribadie bei den Tieren. Jahrb. sex. Zwischenstufen. Jahrg. 2. 1900.
[56] A. Moll, zit. in [1].
R. von Krafft-Ebing. Psychopathia sexualis. 13. Aufl. Stuttgart 1907.
[57] A. Seitz. Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. III. Fortpflanzung. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 7. 1894.
H. Gadeau de Kerville. L'accouplement des Coléoptères. Bull. Soc. Entomol. France. 1900.
– L'accouplement des Lépidoptères. Bull. Soc. Entomol. France. 1901.
[58] G. Peracca. Riproduzione della Iguana tuberculata. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino. vol. 6. 1891.
[59] J. D. Caton. Unnatural attachments among animals. Americ. Natural. vol. 17. 1883.
[60] Ch. Cornevin. Sur la nature des chabins. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 123. 1896.
[61] J. H. F. Kohlbrügge. Die Verbreitung der Spermatozoiden im weiblichen Körper und im befruchteten Ei. Arch. Entw.mech. Bd. 35. 1913.
[62] W. Petersen. Ungleichzeitigkeit in der Erscheinung der Geschlechter bei Schmetterlingen. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 6. 1892.
[63] W. H. Müller. Proterandrie der Bienen. Dissert. Jena 1882.
H. Friese. Biologie der solitären Blumenwespen. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 5. 1891.
C. Verhoeff. Neue und wenig bekannte Gesetze aus der Hymenopteren-Biologie. Zool. Anz. Jahrg. 15. 1892.
R. Demoll. Bedeutung der Proterandrie bei Insekten. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 26. 1908.
E. Enslin. Die Blatt- und Holzwespen Mitteleuropas. In: Die Insekten Mitteleuropas (herausgeg. von Chr. Schröder). Bd. 3. 1914.
[64] E. Maupas. Reproduction des Nématodes. Arch. Zool. exp. gener. 3. sér. tome 8. 1900.
[65] F. A. Potts. Free-living Nematodes. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 55. 1910.
[66] W. E. Castle, F. W. Carpenter, A. H. Clark, S. O. Mast and W. M. Barrows. Effects of inbreeding etc. of Drosophila. Proc. Americ. Acad. Arts Sci. vol. 41. 1906.
W. J. Moenkhaus. Effects of inbreeding etc. of Drosophila. Journ. of Morph. vol. 22. 1911.
R. R. Hyde. Fertility and sterility in Drosophila. Journ. exper. Zool. vol. 17. 1914.

[67] Schiller Tietz. Folgen, Bedeutung und Wesen der Blutsverwandtschaft. Berlin-Neuwied 1892.
A. Ruppin. Inzuchterscheinungen bei den Karaiten in Halicz. Polit.-Anthrop. Revue. Jahrg. 2. 1903/04.
J. Rohleder. Die Zeugung unter Blutsverwandten. Leipzig 1912.
[68] A. Kolisko. Inzuchtversuche mit Dilina tiliae. Verh. Zool. bot. Gesellsch. Wien. Bd. 58. 1908.
[69] K. Künkel. Zur Biologie der Lungenschnecken. Heidelberg 1916.
[70] Crampe. Zucht-Versuche mit zahmen Wanderratten. I. II. Landwirtsch. Jahrb. Bd. 12, 13. 1883. 1884.
Ritzema Bos. Folgen der Zucht in engster Blutsverwandtschaft. Biol. Ctrbl. Bd. 14. 1894.
[71] G. von Guaita. Kreuzungen von verschiedenen Rassen der Hausmaus. Ber. Nat.forsch. Gesellsch. Freiburg. Bd. 10. 1898.
[72] Schiller Tietz, zit. in [67].
[73] A. Ruppin, zit. in [67].
[74] Vergl. dazu die ziemlich übereinstimmenden Ausführungen bei:
W. Petersen, zit. in [62]; Ritzema Bos, zit. in [70]; bei den unter [66] zitierten Autoren über Drosophila, endlich bei:
A. Reibmayr. Inzucht und Vermischung beim Menschen. 1897.

Zu Kapitel 14: Die Formen der geschlechtlichen Annäherung usw. II. Der Tastsinn.

[1] S. J. Holmes. Sex recognition in Cyclops. Biol. Bull. vol. 16. 1909.
[2] S. J. Holmes. Sex recognition among Amphipods. Biol. Bull. vol. 5. 1903.
[3] A. S. Pearse. Copulation among crayfishes with special reference to sex recognition. Americ. Natural. vol. 43. 1909.
E. A. Andrews. Conjugation in the crayfish Cambarus affinis. Journ. exper. Zool. vol. 9. 1910.
[4] F. E. Chidester. The mating habits of Brachyura. Biol. Bull. vol. 21. 1911.
[5] A. Petrunkevitch. Sense of sight, courtship and mating in Dugesiella. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 31. 1911.
[6] Th. H. Montgomery. Studies on the habits of spiders. Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia. vol. 55. 1903.
— Further studies on the activities of Araneads. Americ. Natural. vol. 42. 1908.
U. Gerhardt. Copulation einheimischer Epeiriden. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 31. 1911.
L. Berland. Accouplement des Araignées. Arch. Zool. exp. génér. 5. sér. tome 9. 1911/12.
[7] J. Meisenheimer. Begattungsvorgang und Eiablage von Helix pomatia. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 25. 1907.
[8] H. Simroth. Pulmonaten. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1912.
[9] H. Stahr. Zur Funktion der Seitenorgane. Biol. Ctrbl. Bd. 17. 1897.
[10] Ausführliche Schilderungen dieser Art findet man bei: L. Büchner. Liebe und Liebes-Leben in der Thierwelt. Berlin 1879.
[11] H. Meerwarth und K. Soffel. Lebensbilder aus der Tierwelt. Säugetiere. II. Bd. Leipzig.
[12] Ich weise hin auf: H. Ellis. Die Gattenwahl beim Menschen. Würzburg 1906.
[13] Das Kamasutram des Vatsyayana. Die indische Ars amatoria. Aus dem Sanskrit übersetzt und herausgegeben von Rich. Schmidt. 2. Aufl. Leipzig 1900.
[14] O. Stoll. Das Geschlechtsleben in der Völkerpsychologie. Leipzig 1908.
[15] F. Fülleborn. Künstliche Körperverunstaltungen bei den Eingeborenen im Süden der deutsch-ostafrikanischen Kolonie. Ethnol. Notizblatt. Bd. 2. 1901.
K. Weule. Wissensch. Ergebn. meiner ethnograph. Forsch.reise in den Südosten Deutsch-Ostafrikas. Mitteil. Deutsch. Schutzgebiet. Erg.heft 1. 1908.
[16] J. P. Schtschelkanowzew. Bau der männlichen Geschlechtsorgane von Chelifer und Chernes. Festschr. 60. Geburtstag R. Hertwigs. Bd. 2. Jena 1910.
H. W. Kew. Pairing of Pseudoscorpiones. Proc. Zool. Soc. London for 1912. pt. I.
[17] W. F. Langer. Morphologie der viviparen Cyprinodontiden. Morph. Jahrb. Bd. 47. 1913.
[18] Brehms Tierleben. 4. Aufl. Fische (O. Steche). Leipzig und Wien 1914.

Zu Kapitel 15: Die Formen der geschlechtlichen Annäherung usw. III. Produktion und Verwendung von Schmeck- und Riechstoffen.

[1] H. Lams. Recherches sur l'oeuf d'Arion empiricorum. Mém. Acad. Roy. Belg. 2. sér. tome 2. 1910. (4^0).
K. Künkel. Unbekannter Faktor für die Auffindung eines Vererbungsgesetzes bei den Nacktschnecken. Verh. Gesellsch. Deutsch. Nat.forscher u. Ärzte. 83. Vers. Leipzig 1912.
U. Gerhardt. Copulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 35. 37. 1913. 1914.
J. L. Hancock. Habits of the striped meadow cricket (Oecanthus fasciatus). Americ. Natural. vol. 39. 1905.

B. Th. Boldyrev. Begattung und Spermatophoren bei einigen Locustodea und Gryllodea. Revue russe d'Entomol. tome 13. 1913.}
V. von Engelhardt. Hancocksche Drüse von Oecanthus pellucens. Zool. Anz. Bd. 44. 1914.
[4] H. Gadow. Cloaca and the copulatory organs of the Amniota. Phil. Transact. Roy. Soc. London. B. vol. 178. 1886.
J. Szakáll. Über den Bau des Urogenitalsystems der Krokodile. Dissert. Gießen 1899.
A. Voeltzkow. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von Crocodilus. Abh. Senckenberg. Nat.forsch. Gesellsch. Bd. 26. 1902.
J. Tandler. Moschusdrüse bei Alligator lucius. Ctrbl. für Physiol. Bd. 15. 1902.
[5] R. Disselhorst. Ausführapparat und Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane. In: A. Oppel. Lehrbuch der vergl. mikrosk. Anatomie der Wirbeltiere. 4. Teil. Jena 1904.
[6] Th. Neumann. Untersuchungen über den Begattungsapparat der Schlangen. Dissert. Leipzig 1884.
[7] P. Paris. Glande uropygienne des oiseaux. Arch. Zool. exp. génér. tome 53. 1913/14.
S. Schumacher. Der Bürzeldocht. Anat. Anz. Bd. 52. 1920.
[8] J. Chatin. Glandes odorantes des Mammifères. Ann. Scienc. natur. Zool. 5. sér. tome 19. 1874.
Brehms Tierleben. Nagetiere. 4. Aufl. Bd. 11. Leipzig u. Wien 1914.
[9] L. Reisinger. Die spezifischen Drüsen der Bisamratte. Anat. Anz. Bd. 49. 1916.
[10] A. W. Otto. Über die Viverra hermaphrodita. Acta Acad. Leop.-Carol. Nat. Cur. vol. 17. 1835.
J. Chatin, zit. in [8].
St.-G. Mivart. Classification and distribution of the Aeluroidea. Proc. Zool. Soc. London for 1882.
[11] J. Chatin, zit. in [8].
R. Disselhorst, zit. in [5].
M. Weber. Die Säugetiere. Jena 1904.
[12] Nach Beobachtungen im Zoologischen Garten zu Leipzig.
[13] W. Leche. Mammalia. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1897.
K. Toldt jun. Haarkleid von Vulpes vulpes. Annal. Naturhist. Hofmus. Wien. Bd. 22. 1907/08.
[14] W. Leche, zit. in [13].
A. Brinkmann. Die Rückendrüse von Dicotyles. Anat. Hefte. I. Abth. Bd. 36. 1908.
[15] Th. Mollison. Die Rückendrüse von Dendrohyrax terricola. Morph. Jahrb. Bd. 34. 1905.
[16] A. Ärnbäck-Christie-Linde. Bau der Soriciden. Morph. Jahrb. Bd. 36. 1907.
R. H. Stamm. Bau und Entwicklung der Seitendrüse der Waldspitzmaus. Mindeskrift Jap. Steenstrup. Kjöbenhavn 1914.
[17] E. Lüneburg. Beiträge zur Entwicklung und Histologie der Knäueldrüsen in der Achselhöhle des Menschen. Dissert. Rostock 1902.
L. Talke. Drüsen der Achselhöhlenhaut des Menschen. Arch. mikr. Anat. Bd. 61. 1903.
H. Friedenthal. Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen. Lief. 2. Das Dauerhaarkleid des Menschen. Jena 1908.
P. Schiefferdecker. Die Hautdrüsen des Menschen und der Säugetiere. Biol. Ctrbl. Bd. 37. 1917.
[18] Man lese darüber des genaueren nach bei:
H. Ellis. Die Gattenwahl beim Menschen. Würzburg 1906.
O. Stoll. Das Geschlechtsleben in der Völkerpsychologie. Leipzig 1908.
[19] A. Brinkmann. Hautdrüsenorgane bei den anthropomorphen Affen. Anat. Anz. Bd. 34. 1909.
[20] R. J. Pocock, zit. in [22].
[21] H. Eggeling. Schläfendrüse des Elephanten. Biol. Ctrbl. Bd. 21. 1901.
[22] Th. von Hessling. Über die „Brunftfeige" der Gemse. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 6. 1855.
M. Weber. Neue Hautsekrete bei Säugethieren. Arch. mikr. Anat. Bd. 31. 1888.
E. H. Zietzschmann. Morphologie und Histologie einiger Hautorgane der Cerviden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 74. 1903.
R. J. Pocock. Specialised cutaneous glands of Ruminants. Proc. Zool. Soc. London for 1910. pt. II.
F. Schick. Über die Brunstfeige der Gemse. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 104. 1913.
[23] G. H. Parker. Reactions of Copepods. Bull. Unit. Stat. Fish Commiss. vol. 21. 1902.
[24] Zusammengestellt bei E. Urbahn, zit. in [27].
[25] A. Seitz. Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. 3. Teil. Fortpflanzung. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 7. 1894.
[26] Zitiert bei: H. Blunck. Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis. 1. Teil. Die Begattung. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 102. 1912.
[27] H. H. Freiling. Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 92. 1909.
E. Urbahn. Abdominale Duftorgane bei weiblichen Schmetterlingen. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 50. 1913.
[28] W. Petersen. Morphologie der Lepidopteren. Mém. Acad. Imp. Scienc. Pétersbourg. 8. sér. vol. 9. 1900.
— Morphologie der Generationsorgane der Schmetterlinge. Ebenda. 8. sér. vol. 16. 1905.

[29] A. G. Mayer. Mating instinct in moths. Ann. Mag. Nat. Hist. 7. ser. vol. 5. 1900.
[30] Rusconi. Amours des Salamandres aquatiques. Milan 1821.
M. Heidenhain. Topographie und Histologie der Kloake usw. bei den Tritonen. Arch. mikr. Anat. Bd. 35. 1890.
E. Zeller. Befruchtung bei den Urodelen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 49. 1890.
— Über Triton viridescens. Jahresh. Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg. Jahrg. 47. 1891.
B. Dürigen. Deutschlands Amphibien und Reptilien. Magdeburg 1897.
W. A. Hilton. A structural feature connected with the mating of Diemyctylus viridescens. Americ. Natural. vol. 36. 1902.
E. von Zeller. Samenträger und Kloakenwulst der Tritonen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 79. 1905.
[31] J. F. Brandt und J. T. C. Ratzeburg. Medizinische Zoologie. Bd. 1. Berlin 1829.
[32] W. Ellenberger und H. Baum. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 12. Aufl. Berlin 1908.
[33] W. Leche, zit. in [13].
[34] H. Friedenthal. Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen. Lief. 5. Sonderformen der menschlichen Leibesbildung. Jena 1910.
[35] G. E. Dobson. On secondary sexual characters in the Chiroptera. Proc. Zool. Soc. London for 1873.
G. E. Dobson. Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum. London 1878.
W. Leche, zit. in [13].
[36] R. F. Tomes. A monograph of the genus Epomophorus. Proc. Zool. Soc. London for 1860.
[37] E. Haase. Zur Anatomie der Blattiden. Zool. Anz. Jahrg. 12. 1889.
R. Oettinger. Drüsentaschen am Abdomen von Periplaneta und Phyllodromia. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.
[38] H. Kraus. Die Duftdrüse der Aphlebia bivittata von Teneriffa. Zool. Anz. Jahrg. 13. 1890.
[39] G. Brandes. Duftapparate bei Käfern. Ztschr. Naturwiss. Halle. Bd. 72. 1899.
[40] W. Müller. Duftorgane bei Phryganiden. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 53. Bd. 1. 1887.
B. F. Cummings. Scent organs in Trichoptera. Proc. Zool. Soc. London for 1914. pt. I.
[41] F. Müller. Beobachtungen an brasilianischen Schmetterlingen. Kosmos. 1877.
Über Haarpinsel, Filzflecke usw. auf den Flügeln männlicher Schmetterlinge. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 11. 1877.
Ch. Aurivillius. Sekundäre Geschlechtscharaktere nordischer Tagfalter. Bih. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 5. 1880.
W. von Reichenau. Duftorgane des männlichen Ligusterschwärmers. Kosmos. Bd. 7. 1880.
Ph. Bertkau. Duftapparat von Hepialus Hecta. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 48. Bd. 1. 1882.
— Entomologische Miszellen. Verh. Nat.hist. Ver. pr. Rheinl. und Westfalens. Jahrg. 41. 1884.
E. Haase. Sexuelle Charaktere bei Schmetterlingen. Ztschr. Entomol. N. F. Heft 9. Breslau 1884.
– Duftapparate indo-australischer Schmetterlinge. Corresp.Bl. Entomol. Ver. Iris Dresden. Bd. 1. 1884/88.
H. Dewitz. Männlicher Geschlechtscharakter bei Catocala. Biol. Ctrbl. Bd. 4. 1885.
K. W. von Dalla Torre. Duftapparate der Schmetterlinge. Kosmos. Jahrg. 1885. Bd. II.
M. Standfuss. Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge. Jena 1896.
E. Köhler. Die Duftschuppen der Gattung Lycaena. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 13. 1900.
P. Deegener. Duftorgan von Hepialus hectus. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 71. 1902.
K. G. Illig. Duftorgane der männlichen Schmetterlinge. Zoologica. Heft 38. 1902.
E. A. Dixey. Scent of male Pierine butterflies. Transact. Entomol. Soc. London for 1904.
P. Deegener und Ch. Schaposchnikow. Duftorgan von Phassus schamyl. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 78. 1905.
H. H. Freiling, zit. in [27].
O. Hirt. Die Dufteinrichtungen der Neotropiden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 30. 1910.
R. Stobbe. Die abdominalen Duftorgane der männlichen Sphingiden und Noctuiden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 32. 1912.
[42] R. Schmaltz. Das Geschlechtsleben der Haussäugetiere. In Harms Lehrbuch der tierärztlichen Geburtshilfe. Berlin 1912.
[43] G. Klein. Zur vergleich. Anatomie und Physiologie der weiblichen Genitalien. Ztschr. Geburtshilfe Gynäkol. Bd. 43. 1900.
O. Stoll. Das Geschlechtsleben in der Völkerpsychologie. Leipzig 1908.
[44] Am besten wohl wissenschaftlich systematisiert bei O. Stoll, zit. in [43].

Zu Kapitel 16: Die Formen der geschlechtlichen Annäherung usw. IV. Die sexuellen Locktöne.

[1] F. M. Campbell. Stridulating-organs of Steatoda and Linyphia. Journ. Linn. Soc. Zool. vol. 15. 1881.

F. O. Pickard-Cambridge. Stridulating-organs in the genus Scytodes. Ann. Mag. Nat. Hist. 6. ser. vol. 16. 1895.
R. J. Pocock. Sound-producing organ in a spider. Ann. Mag. Nat. Hist. 6. ser. vol. 16. 1895.
[2] H. Prell. Über trommelnde Spinnen. Zool. Anz. Bd. 48. 1916.
[3] H. de Saussure et L. Zehnter. Myriapodes de Madagaskar. Compt. Rend. Soc. Helvét. Scienc. Natur. Genève. 85. sess. 1902.
[1] A. Handlirsch. Stridulationsorgane bei den Rhynchoten. Annal. Naturhist. Hofmus. Wien. Bd. 15. 1900. Verh. Zool. bot. Gesellsch. Wien. Bd. 50. 1900.
J. Hagemann. Zur Kenntnis von Corixa. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 30. 1910.
[5] E. Haase. Die Töne der Schmetterlinge. Corresp.blatt Entomol. Ver. Iris Dresden. Bd. 1. 1884—88.
— Tonäußerung von Argiva. Ebenda. 1884—88.
W. Dönitz. Ein singender Schmetterling. Berl. Entomol. Ztschr. Bd. 31. 1887.
A. H. Swinton. Stridulation in Vanessa Antiopa. Insect life. vol. 1. Washington 1888/89.
H. Edwards. Noises made by Lepidoptera. Insect life. vol. 2. Washington 1889/90.
G. F. Hampson. Stridulation in certain Lepidoptera etc. Proc. Zool. Soc. London for 1892.
Prehn. Geschlechtsdimorphismus bei Schmetterlingen. Insektenbörse. Jahrg. 14. 1897.
K. Peter. Schmetterling mit Schallapparat (Endrosa aurita var. ramosa). Mitteil. Nat.wiss. Ver. Vorpommern u. Rügen. Jahrg. 42. 1910.
— Hörvermögen eines Schmetterlings (Endrosa v. ramosa). Biol. Ctrbl. Bd. 32. 1912.
[6] H. Landois. Thierstimmen. Freiburg 1874.
Ch. J. Gahan. Stridulating organs in Coleoptera. Transact. Entomol. Soc. London. 1900.
G. F. Arrow. Sound-production in the Lamellicorn beetles. Transact. Entomol. Soc. London. 1904.
[7] V. Graber. Ursprung und Bau der Ton-Apparate bei den Akridiern. Verh. Zool. bot. Gesellsch. Wien. Bd. 21. 1871.
— Tonapparat der Locustiden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 22. 1872.
A. Petrunkewitsch und G. von Guaita. Über den geschlechtlichen Dimorphismus bei den Tonapparaten der Orthopteren. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 14. 1901.
J. Regen. Stridulationsorgane der saltatoren Orthopteren. Arb. Zool. Inst. Wien. tom. 14. 1903.
[8] H. Krauss. Beitrag zur Kenntnis westafrikanischer Orthopteren. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 5. 1891.
[9] E. B. Poulton. Courtship of certain European Acridiidae. Transact. Entomol. Soc. London for 1896.
[10] E. B. Poulton, zit. in [9].
J. Regen, zit. in [7].
B. Th. Boldyrev. Begattung und Spermatophorenbau bei der Maulwurfsgrille. Zool. Anz. Bd. 42. 1913.
U. Gerhardt. Copulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 35. 1913.
[11] U. Gerhardt. Copulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden. II. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 37. 1914.
[12] H. Landois, zit. in [6].
P. Mayer. Der Tonapparat der Cikaden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 28. 1877.
O. Prochnow. Die Lautapparate der Insekten. Int.nat. Entomol. Ztschr. (Guben). Jahrg. 1. 1907.
— Die Organe zur Lautäußerung. In: Handbuch der Entomologie, herausgegeben von Chr. Schröder. Bd. 1. Jena 1912.
[13] Eine Charakterisierung der Zirptöne unserer südeuropäischen Cikaden bei:
Th. Krumbach. Zur Naturgeschichte der Singcikaden im Roten Istrien. Zool. Anz. Bd. 48. 1917.
[14] L. C. Miall and A. R. Hammond. The structure and life-history of the harlequinfly (Chironomus). Oxford 1900.
C. Wesenberg-Lund. Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten. Fortschr. Nat.wiss. Forsch. Bd. 8. 1913.
[15] Chr. Johnston. Auditory apparatus of the Culex mosquito. Quart. Journ. micr. sci. Old ser. vol. 3. 1855.
Ch. M. Child. Antennales Sinnesorgan der Insekten. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 58. 1894.
[16] L. C. Miall. The natural history of aquatic insects. London 1912.
[17] H. M. Smith. The drumming of the drum-fishes. Science. N. S. vol. 22. 1905.
[18] Vergl. etwa: O. Weiss. Die Erzeugung von Geräuschen und Tönen. In Wintersteins Handbuch der vergleich. Physiologie. Bd. 3. Jena 1914.
[19] E. Gaupp. Eckers und Wiedersheims Anatomie des Frosches. 3. Abt. 1. Hälfte. 2. Aufl. Braunschweig 1901.
[20] J. Müller. Über die Compensation der physischen Kräfte am menschlichen Stimmorgan. Berlin 1839.
[21] M. Siedlecki. Zur Kenntnis des javanischen Flugfrosches. Biol. Ctrbl. Bd. 29. 1909.

[22] A. J. Rösel von Rosenhof. Historia Naturalis Ranarum nostratium oder Die natürliche Historie der Frösche hiesigen Landes. Nürnberg 1758.
B. Dürigen. Deutschlands Amphibien und Reptilien. Magdeburg 1897.
E. Gaupp, zit. in [19].
[23] Vergl. dazu: F. Werner. Lurche. In Brehms Tierleben. 4. Aufl. Bd. 4. Leipzig und Wien 1912.
[24] L. Camerano. Scelta sessuale negli Anfibi anuri. Atti Accad. Scienze Torino. vol. 15. 1879.
S. A. Courtis. Response of toads to sound stimuli. Americ. Natural. vol. 41. 1907.
N. Miller. The American toad. Americ. Natural. vol. 43. 1909.
[25] Vergl. dazu: O. Weiss, zit. in [18].
[26] L. Wunderlich. Anatomie und Entwicklungsgeschichte des unteren Kehlkopfes der Vögel. Nova Acta Leop.-Carol. Halle. Bd. 48. 1884.
V. Häcker. Der Gesang der Vögel, seine anatomischen und biologischen Grundlagen. Jena 1900.
C. G. Setterwall. Studier öfver syrinx hos polymyoda Passeres. Akad. Afhandl. Lund 1901.
[27] J. Latham. Tracheae or windpipes of birds. Transact. Linn. Soc. London. vol. 4. 1798.
L. Wunderlich, zit. in [26].
A. Fiori. Trachea della Bucephala clangula. Atti Soc. Natur. Modena. Memorie. 3. ser. vol. 3. 1884.
H. Gadow. Vögel. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1891.
F. Finn. Structure and function of the tracheal bulb in male Anatidae. Journ. Asiat. Soc. Bengal. vol. 69. pt. II. 1901.
[28] H. Gadow, zit. in [27].
[29] P. Pavesi. Una nuova forma di trachea di Manucodia. Ann. Mus. Civ. Stor. nat. Genova. vol. 6. 1874.
— Studi anatomici sopra alcuni uccelli. Ebenda. vol. 9. 1876/77.
W. A. Forbes. Convoluted trachea of two species of Manucode, with remarks etc. Proc. Zool. Soc. London for 1882.
A. B. Meyer. Abbildungen von Vogel-Skeletten. Bd. 1. Dresden 1879/88,
[30] W. A. Forbes, zit. in [29].
F. E. Beddard. Convoluted trachea of a curassow. Proc. Zool. Soc. London for 1886.
[31] J. Wood-Mason. Structure and development of the trachea in the indian painted snipe (Rhynchaea capensis). Proc. Zool. Soc. London for 1878.
[32] J. Murie. Tracheal pouch of the emu. Proc. Zool. Soc. London for 1867.
H. Gadow. Description of the modification of certain organs etc. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 5. 1891.
[33] Brehms Tierleben. Vögel. Bd. 2. 4. Aufl. Leipzig und Wien 1911.
[34] W. A. Forbes. Anatomy of an australian duck (Biziura lobata). Proc. Zool. Soc. London for 1882.
[35] J. Murie. Gular pouch in Otis kori and australis. Proc. Zool. Soc. London for 1868.
A. H. Garrod. On the „showing-off" of the australian bustard (Eupodotis australis). Proc. Zool. Soc. London for 1874.
J. Bl. Sutton. On the origin of certain cysts. Journ. of Anat. and Physiol. vol. 20. 1886.
Brehms Tierleben. Vögel. Bd. 2. 4. Aufl. Leipzig und Wien 1911.
[36] J. Murie, zit. in [35].
A. H. Garrod, zit. in [35].
[37] Ch. J. Maynard. Die Stimmorgane der amerikanischen Rohrdommel (Botaurus lentiginosus). Übersetzt aus: Contribut. to science. vol. 1. 1889 in: Monatsschr. Deutsch. Vereins zum Schutze der Vogelwelt. Bd. 14. 1889.
Br. Torrey. Das Brüllen der amerikanischen Rohrdommel. Übersetzt aus: The Auk. vol. 6. 1889 an der gleichen Stelle.
Naumanns Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. Neu herausgegeben von C. R. Hennicke. Bd. 6. Gera-Untermhaus.
[38] P. H. Bahr. Bleating or drumming of the snipe (Gallinago coelestis). Proc. Zool. Soc. London for 1907. pt. I.
[39] Ich verweise vor allem auf die Darstellung von V. Häcker, zit. in [26].
[40] P. Bartels. Über die Nebenräume der Kehlkopfhöhle. Ztschr. Morph. Anthropol. Bd. 8. 1905.

Zu Kapitel 17: Die Formen der geschlechtlichen Annäherung usw. V. Die ornamentalen Sexualcharaktere.

[1] G. von Koch. Gorgoniden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 15. 1887.
H. de Lacaze-Duthiers. Coralliaires du Golfe du Lion. Alcyonaires. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 8. 1900.
[2] de Saint-Joseph. Annélides polychètes des côtes de Dinard. 2. partie. Ann. Scienc. natur. Zool. 7. sér. tome 5. 1888.
B. Friedländer. Über den sog. Palolowurm. Biol. Ctrbl. Bd. 18. 1898.
A. G. Mayer. The atlantic Palolo. Mus. Brooklyn Instit. Arts Sci. Science Bull. vol. 1. 1902.
A. Izuka. Breeding habit and development of Nereis japonica. Annot. Zool. Japon. Tokyo. vol. 6. 1908.

[3] F. Blochmann. Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden. Teil 1, 2. Jena 1892, 1900.
[4] F. C. Noll. Gewohnheiten und Eierlegen des Bitterlings. Zool. Garten. Jahrg. 18. 1877.
[5] P. Kammerer. Bastardierung von Flußbarsch und Kaulbarsch. Arch. Entw.mech. Bd. 23. 1907.
[6] F. Guitel. Moeurs du Gobius minutus. Arch. Zool. exp. génér. 2. sér. tome 10. 1892.
[7] C. D. Reeves. Breeding habits of the rainbow darter (Etheostoma coeruleum). Biol. Bull. vol. 14. 1908.
[8] Man orientiere sich darüber etwa noch bei:
O. Steche. Fische. In Brehms Tierleben. 4. Aufl. Leipzig und Wien 1914.
[9] G. Gaupp. Eckers und Wiedersheims Anatomie des Frosches. I. Abt. 3. Aufl. Braunschweig 1896.
B. Dürigen. Deutschlands Amphibien und Reptilien. Magdeburg 1897.
[10] F. Ledyig. Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
[11] Th. Eimer. Variieren der Mauereidechse. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 47. Bd. I. 1881.
[12] Ph. Lehrs. Abstammung und Ausbreitung in den Formenkreisen der Gattung Lacerta. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 28. 1910.
[13] F. Werner. Kriechtiere II. In Brehms Tierleben. 4. Aufl. Bd. 5. Leipzig und Wien 1913.
[14] B. Dürigen, zit. in [9].
F. Werner. Lurche. In Brehms Tierleben. 4. Aufl. Bd. 4. Leipzig und Wien 1912.
[15] Für eingehendere Einzelheiten vergleiche man zum folgenden:
Naumanns Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. Neu herausgegeben von C. R. Hennicke. Gera-Untermhaus.
Brehms Tierleben. 4. Aufl. Vögel. Leipzig und Wien 1911—1913.
[16] C. Wesenberg-Lund. Odonaten-Studien. Int.nat. Revue Hydrob. Plankt. Bd. 6. 1913.
[17] E. Ehlers. Die Borstenwürmer. Bd. 1. Leipzig 1864—68.
[18] L. Bureau. De la mue du bec et des ornements palpébraux du macareux arctique, Fratercula arctica. Bull. Soc. Zool. France. 1877.
L. Bureau. Sur la mue du bec des Mormonidés. Bull. Soc. Zool. France. 1878.
[19] O. Thomas. On the mammals presented by A. O. Hume. Proc. Zool. Soc. London for 1886.
[20] Naumanns Naturgeschichte, zit. in [15]. Bd. 1. 1905.
[21] J. Grinnell. Concerning sexual coloration. Science. N. S. vol. 33. 1911.
[22] A. G. Mayer. Medusae of the world. Public. Carnegie Instit. 1910.
[23] A. Agassiz. North American Starfishes. Mem. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. vol. 5. 1877.
H. Ludwig. Entwicklungsgeschichte der Asterina gibbosa. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 37. 1882.
Th. Studer. Ophiuriden der „Gazelle". Abh. Akad. Wiss. Berlin 1882.
[24] A. Weismann. Zur Naturgeschichte der Daphniden. V. Schmuckfarben der Daphnoiden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 30. Suppl. 1878.
[25] W. Giesbrecht. Pelagische Copepoden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 19. 1892.
[26] A. Della Valle. Gammarini. Fauna Flora Neapel. Monogr. 20. 1893.
[27] G. Clark. On the squill of Mauritius. Proc. Zool. Soc. London for 1869.
[28] Ch. Darwin. Die Abstammung des Menschen. Übersetzt von J. V. Carus. Stuttgart 1875.
[29] H. W. Conn. Sexual color variation in Crustacea. J. Hopkins Univ. Circ. vol. 3. Nr. 27. 1883.
[30] E. A. Andrews. Color differences in the sexes of a crab. Zool. Anz. Bd. 37. 1911.
[31] Ph. Bertkau. Sekundäre Geschlechtsunterschiede bei einheimischen Spinnen. Corresp.bl. Nat.hist. Ver. pr. Rheinl. und Westfalens. 1880.
G. W. and E. G. Peckham. Sexual selection in spiders of the family Attidae. Occas. Papers Nat. Hist. Soc. Wisconsin. vol. 1. 1889.
[32] O. Staudinger. Exotische Tagfalter. Bd. 1. Fürth 1888.
[33] Des näheren sei verwiesen auf die vier Vogelbände der 4. Auflage von Brehms Tierleben. Leipzig und Wien 1911—13.
Über einen Versuch das Schmuckgefieder der Vögel in eine phylogenetische Ordnung zu bringen vergleiche man:
V. Häcker und G. Meyer. Die blaue Farbe der Vogelfedern. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 15. 1901.
[34] Ich verweise wiederum auf die vier Säugetierbände der 4. Auflage von Brehms Tierleben. Leipzig und Wien 1912—1916.
[35] O. Thomas. Catalogue of the Marsupialia and Monotremata in the British Museum. London 1888.
[36] H. O. Forbes. A hand-book of the Primates. London 1894.
[37] R. Heymons. Insekten. In Brehms Tierleben. 4. Aufl. Leipzig und Wien 1915.
[38] Ph. Bertkau, zit. in [31].
N. Banks. Secondary sexual characters in spiders. Proc. Entomol. Soc. Washington. vol. 5. 1903.
F. Dahl. Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnentiere. Jena 1913.
[39] F. Werner. Hörnerbildungen bei Reptilien. Verh. Gesellsch. Deutsch. Nat.forsch. u. Ärzte. 77. Vers. 1906.
F. Werner. Kriechtiere II. In Brehms Tierleben. 4. Aufl. Leipzig und Wien 1913.
[40] G. A. Boulenger. Two new Chamelcons from Mount Ruwenzori. Proc. Zool. Soc. London for 1901. vol. II.

[11] Wiederum sei verwiesen auf die vier Vogelbände der 4. Auflage von Brehms Tierleben. Leipzig und Wien 1911—13.

[12] Brehms Tierleben. 4. Aufl. Säugetiere II. Robben von M. Hilzheimer. Leipzig und Wien 1914.
A. Sokolowsky. Zur Biologie der See-Elefanten. Biol. Ctrbl. Bd. 37. 1917.

[13] A. Alcock. Habits of Gelasimus annulipes. Ann. Mag. Nat. Hist. 6. ser. vol. 10. 1892.

[14] G. W. and E. G. Peckham, zit. in [31].

[15] E. A. Goeldi. Marmoset monkeys from the Amazonian region. Proc. Zool. Soc. London for 1907. pt. I.

[16] H. Friedenthal. Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen. Lief. 2. Das Dauerhaarkleid des Menschen. Jena 1908.
P. Sarasin. Zoologische Schätzung der sog. Haarmenschen. Zool. Jahrb. Suppl. 15. (Festschr. Spengel. Bd. 2). 1912.

[17] G. Brandes. Die Menschenaffen. In: Der Zoologische Garten Dresden. 1907.

[18] A. Brandt. Über den Bart der Mannweiber. Biol. Ctrbl. Bd. 17. 1897. Ferner vergl. über die sexuelle Bedeutung des Bartwuchses in ethnographischer Hinsicht: O. Stoll. Das Geschlechtsleben in der Völkerpsychologie. Leipzig 1908.

[19] M. J. Rathbun. The genus Callinectes. Proc. Unit. Stat. Nat. Mus. vol. 18. 1895.

[20] A. Alcock, zit. in [43].
A. S. Pearse. Habits of fiddler crabs. Annual Rep. Smiths. Inst. for 1913. Washington 1914. (Referat von E. Vanhöffen in: Sitz.ber. Gesellsch. Nat. Freunde Berlin. Jahrg. 1916.)

[21] Th. H. Montgomery. Habits of spiders. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. vol. 55. 1903.

[22] G. W. and E. G. Peckham, zit. in [31] (1889).
— — Additional observations on sexual selection in Attidae. Occas. Papers Nat. Hist. Soc. Wisconsin. vol. 1. 1890.
— — Revision of the Attidae of North America. Transact. Wisconsin Acad. vol. 16. pt. I. 1909.

[23] F.-J. Pictet. Histoire naturelle des Insectes Neuroptères. II. Ephémérines. Genève/Paris 1843.
A. E. Eaton. Monograph of recent Ephemeridae. Transact. Linn. Soc. London. Zool. 2. ser. vol. 3. 1888.
H. Drenkelfort. Biologie und Anatomie von Siphlurus lacustris. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 29. 1910.
C. Wesenberg-Lund. Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten. Fortschr. Nat.wiss. Forsch. Bd. 8. 1913.

[24] A. Fritze. Darmkanal der Ephemeriden. Ber. Nat.forsch. Gesellsch. Freiburg. Bd. 4. 1888.
R. Sternfeld. Verkümmerung der Mundteile und Funktionswechsel des Darmes bei den Ephemeriden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 24. 1907.
C. Wesenber-Lund, zit. in [53].

[25] C. Wesenberg-Lund, zit. in [53].

[26] L. C. Miall and A. R. Hammond. The structure and life-history of the harlequin fly (Chironomus). Oxford 1900.
C. Wesenberg-Lund, zit. in [53].

[27] M. Keilin. Diptères du genre Trichocera. Bull. Scient. France et Belg. tome 46. 1912.

[28] Th. Becker. Hilara sartor und ihr Schleier. Berl. Entomol. Ztschr. Bd. 32. 1888.
A. Handlirsch. Gespinnst von Hilara sartrix. Verh. Zool. bot. Gesellsch. Wien. Bd. 39. 1889.
J. Mik. Hilara sartor. Entomol. Nachrichten. Jahrg. 20. 1894.
— Beitrag zur Biologie einiger Dipteren. Wiener Entomol. Zeitung. Jahrg. 13. 1894.

[29] J. M. Aldrich and L. A. Turley. A balloon-making fly. Americ. Natural. vol. 33. 1899.

[30] E. W. L. Holt. Breeding of the dragonet (Callionymus lyra). Proc. Zool. Soc. London for 1898.
C. D. Reeves, zit. in [7].
W. F. Langer. Morphologie der viviparen Cyprinodontiden. Morph. Jahrb. Bd. 47. 1913.

[31] H. Stahr. Zur Funktion der Seitenorgane. Biol. Ctrbl. Bd. 17. 1897.

[32] M. Ch. D. Glückselig. Einige Beobachtungen über das Leben der Eidechsen. Verh. Zool. bot. Gesellsch. Wien. Bd. 13. 1863.

[33] Ich verweise für eine allgemeinere Darlegung auf:
V. Häcker. Der Gesang der Vögel. Jena 1900.
K. Groos. Die Spiele der Tiere. 2. Aufl. Jena 1907.
Und für eine speziellere Orientierung auf:
Naumanns Naturgeschichte usw., zit. in [15].
Brehms Tierleben, zit. in [15].

[34] L. Bureau (1878), zit. in [18].

[35] G. W. and. E. G. Peckham (1890), zit. in [52].

[36] Man vergleiche dazu etwa:
L. Büchner. Liebe und Liebes-Leben in der Thierwelt. Berlin 1879.
K. Groos, zit. in [63].
V. Häcker, zit. in [63].

[67] A. G. Mayer. Mating instinct in moths. Ann. Mag. Nat. Hist. 7. ser. vol. 5. 1900.
— and C. G. Soule. Reactions of caterpillars and moths. Journ. exper. Zool. vol. 3. 1906.
[68] J. Schilde. Frühlingsbeobachtungen über die naturimmanente Erzeugung der Flügelpracht und Anpassung von Schmetterlingen. Entomol. Nachr. Jahrg. 10. 1884.
A. Seitz. Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. 3. Teil. Fortpflanzung. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 7. 1894.
[69] C. Hess. Gesichtssinn. In Wintersteins Handbuch der vergleich. Physiologie. Bd. 4. Jena 1913.
— Experimentelle Untersuchungen über den angeblichen Farbensinn der Bienen. Zool. Jahrb. Allg. Zool. Bd. 34. 1913.
— Untersuchungen zur Physiologie des Gesichtssinnes der Fische. Ztschr. für Biologie. Bd. 63. 1914.
— Messende Untersuchung des Lichtsinnes der Biene. Arch. ges. Physiol. Bd. 163. 1916.
[70] K. von Frisch. Färbung und Farbensinn der Tiere. Sitz.ber. Gesellsch. Morph. Physiol. München. 1912.
— Farbensinn der Bienen und die Blumenfarben. Münch. Mediz. Wochenschr. 1913.
— Der Farbensinn und Formensinn der Biene. Zool. Jahrb. Allg. Zool. Bd. 35. 1914.
— Sind die Fische farbenblind? Zool. Jahrb. Allg. Zool. Bd. 33. 1912.
— Weitere Untersuchungen über den Farbensinn der Fische. Zool. Jahrb. Allg. Zool. Bd. 34. 1913.
A. O. Gross. Reactions of Arthropods to monochromatic lights of equal intensities. Journ. exper. Zool. vol. 14. 1913.
[71] C. Hess. Lichtsinn und Farbensinn der Tagvögel. Arch. Augenheilkunde. Bd. 57. 1907.
— Der Farbensinn der Vögel und die Lehre von den Schmuckfarben. Arch. ges. Physiol. Bd. 166. 1917.
[72] G. Abelsdorff. Bemerkungen über den Farbensinn der Tag- und Nachtvögel. Arch. Augenheilkunde. Bd. 58. 1907.
[73] E. Hahn. Farbensinn der Tagvögel und die Zapfenölkugeln. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 116. 1916.
[74] J. Reighard. Natural history of Amia calva. Mark Anniversary Volume. New York 1903.
[75] P. Kammerer, zit. in [5].
[76] K. von Frisch. Sind die Fische farbenblind? Zool. Jahrb. Allg. Zool. Bd. 33. 1912.
[77] F. W. Galloway and P. S. Welch. Studies on a phosphorescent Bermudan annelid, Odontosyllis enopla. Transact. Americ. Micr. Soc. vol. 30. 1911.
[78] G. Newport. On the natural history of the glowworm (Lampyris noctiluca). Journ. Proceed. Linn. Soc. Zool. vol. 1. 1857.
H. Ritter von Wielowiejski. Studien über die Lampyriden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 37. 1882.
C. Emery. Untersuchungen über Luciola italica. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 40. 1884.
— Hochzeitsfackeln der Leuchtkäfer. Stett. Entomol. Zeitung. Jahrg. 48. 1887.
G. F. Atkinson. Female form of Phengodes laticollis. Americ. Natural. vol. 21. 1887.
C. V. Riley. Luminous larviform females in the Phengodini. Rep. 57. meeting Brit. Assoc. Adv. Sci. 1887.
J. Bongardt. Leuchtorgane einheimischer Lampyriden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 75. 1903.
A. B. Townsend. Histology of the light organs of Photinus. Americ. Natural. vol. 38. 1904.
F. Floericke. Nächtliche Waldbeleuchtung. Kosmos (Handweiser für Naturfreunde). Bd. 5. Stuttgart 1908.
E. Mangold. Die Produktion von Licht. In Wintersteins Handbuch der vergleich. Physiologie. Bd. 3. Jena 1910—14.
R. Vogel. Topographie und Entwicklungsgeschichte der Leuchtorgane von Lampyris noctiluca. Zool. Anz. Bd. 41. 1913.
U. Pierantoni. La luce degli insetti luminosi e la simbiosi ereditaria. Rend. Accad. Sc. fis. matem. Napoli. 3. ser. vol. 20. 1914.
E. Geipel. Anatomie der Leuchtorgane tropischer Käfer. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 112. 1915.
[79] A. Brauer. Die Tiefseefische. Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped. Bd. 15. 1906—08.
[80] C. Gegenbaur. Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig.
W. Ellenberger und H. Baum. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 12. Aufl. Berlin 1908.
[81] O. Katz. Zur Kenntnis der Bauchdecke und der mit ihr verknüpften Organe bei den Beuteltieren. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 36. 1882.
W. Leche. Beckenregion bei Insectivora. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 20. 1883.
C. Weil. Über den Descensus testiculorum. Ztschr. Heilkunde. Bd. 5. 1884.
H. Klaatsch. Über den Descensus testiculorum. Morph. Jahrb. Bd. 16. 1890.
— Embryonale Anlagen des Scrotums und der Labia majora bei Arctopitheken. Morph. Jahrb. Bd. 18. 1892.
A.-H. Soulié. Recherches sur la migration des testicules. Thèse de Toulouse. 1895.
M. Weber. Studien über Säugethiere. 2. Teil. Über den Descensus testiculorum der Säugethiere. Jena 1898.

O. Frankl. Beiträge zur Lehre vom Descensus testiculorum. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 109. Abt. III. 1900.
M. Weber. Die Säugetiere. Jena 1904.
W. Kaudern. Männliche Geschlechtsorgane bei Insectivoren. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 24. 1907.
L. Freund. Über die Testikondie und das Ligamentum latum der männlichen Säuger. Verh. VIII. Int.nat. Zool.-Congr. 1910. Jena 1912.
[82] H. Klaatsch (1890), zit. in [81].
M. Weber, zit. in [81].
D. B. Hart. Nature and cause of the physiological descent of the testis. Journ. of Anat. and Physiol. vol. 43. 44. 1909. 1910.
[83] H. Neuhäuser. Beiträge zur Lehre vom Descensus der Keimdrüsen. 2. Theil. Ztschr. Morph. Anthropol. Bd. 6. 1903.
[84] F. Etzold. Entwicklung der Testikel von Fringilla domestica. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 52. 1891.
[85] O. Frankl, zit. in [81].
[86] H. Neuhäuser. Beiträge zur Lehre vom Descensus der Keimdrüsen. 1. Theil. Die Beckendrehung. Ztschr. Morph. Anthropol. Bd. 3. 1901.
[87] Derartiges angedeutet bei:
R. Disselhorst. Asymmetrie und Gewichtsunterschiede der Geschlechtsorgane. Arch. wiss. prakt. Thierheilkunde. Bd. 24. 1898.
[88] W. Kaudern, zit. in [81].
[89] R. Owen. On the anatomy of Vertebrates. vol. 3. Mammals. London 1868.
H. A. Robin. Recherches anatomiques sur les Chiroptères. Thèse de Paris. 1881.
Crampe. Zucht-Versuche mit zahmen Wanderratten. I. II. Landwirtsch. Jahrb. Bd. 12. 13. 1883. 1884.
H. Klaatsch (1890), zit. in [81].
A. H. Soulié, zit. in [81].
M. Weber (1898), zit. in [81].
O. Frankl, zit. in [81].
[90] W. Waldeyer. Das Becken. Bonn 1899.
[91] Zu diesen und den folgenden Einzelheiten vergl. man vor allem: M. Weber (1898), zit. in [81].
[92] W. Kaudern. Männliche Geschlechtsorgane von Insectivoren und Lemuriden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 31. 1910.
[93] L. Bolk. Beiträge zur Affenanatomie. VI. Ztschr. Morph. Anthropol. Bd. 10. 1907.
[94] F. Seiner. Beobachtungen und Messungen an Buschleuten. Ztschr. Ethnol. Jahrg. 44. 1912. — Beobachtungen an den Bastard-Buschleuten der Nord-Kalahari. Mitt. Anthropol. Gesellsch. Wien. Bd. 43. 1913.
[95] L. Heck. Primates. In Brehms Tierleben. 4. Aufl. Säugetiere. Bd. 4. Leipzig und Wien 1916.
[96] Maximilian Prinz zu Wied-Neuwied. Reise nach Brasilien in den Jahren 1815—1817. Bd. 2. 1821.
K. von den Steinen. Unter den Naturvölkern Zentral-Brasiliens. Berlin 1894.
F. Krause. In den Wildnissen Brasiliens. Leipzig 1911.
[97] W. Joest. Reise in Afrika im Jahre 1883. Ztschr. Ethnol. Bd. 17. 1885.
[98] S. Passarge. Adamaua. Berlin 1895.
L. Frobenius. Und Afrika sprach ... Bd. 3. Unter den unsträflichen Aethiopen. Berlin-Charlottenburg.
[99] Labillardière. Relation du voyage à la recherche de la Pérouse. Paris 1800.
N. von Miklucho-Maclay. Anthropologische Notizen. Ztschr. Ethnol. Bd. 10. 1878.
R. Parkinson. Dreißig Jahre in der Südsee. Stuttgart 1907.
R. Neuhauss. Deutsch Neu-Guinea. Berlin 1911.
A. J. P. v. d. Broek. Über Pygmäen in Niederländisch-Süd-Neu-Guinea. Ztschr. Ethnol. Jahrg. 45. 1913.
A. Roesike. Ethnographische Ergebnisse der Kaiserin Augusta-Fluß-Expedition. Ztschr. Ethnol. Jahrg. 46. 1914.
L. Schultze Jena. Forschungen im Inneren der Insel Neuguinea. Mitteil. Deutsch. Schutzgeb. Erg.heft 11. Berlin 1914.
[100] O. Schlaginhaufen. Ethnographische Sammlung vom Kaiserin-Augustafluß in Neuguinea. Abh. Ber. Zool. Anthrop.-Ethnogr. Mus. Dresden. Bd. 13. 1910/11.
O. Reche. Der Kaiserin-Augusta-Fluß. Ergebn. der Südsee-Expedition 1908—1910. Hamburg 1913.
[101] E. C. Stirling. Anthropology in: Rep. Horn Scientif. Exped. to Central Australia. pt. 4. London 1896.
B. Spencer and F. J. Gillen. The native tribes of Central Australia. London 1899.
The northern tribes of Central Australia. London 1904.
[102] Vergl. dazu beispielsweise:
R. Neuhauss, zit. in [99].
L. Schultze Jena, zit. in [99].

[103] L. Frobenius, zit. in [98], wo auch nach einer von Dr. Kersting geäußerten Ansicht ein direkter Vergleich mit den sexuellen Ornamenten der Tiere gezogen wird.
[104] K. von den Steinen, zit. in [96].
O. Hovorka. Verstümmelungen des männlichen Gliedes usw. Mitth. Anthropol. Gesellsch. Wien. Bd. 24. 1894.
G. Friederici. Beiträge zur Völker- und Sprachenkunde von Deutsch-Neuguinea. Mitteil. Deutsch. Schutzgeb. Erg.heft 5. 1912.
[105] H. Weiss. Kostümkunde. Stuttgart 1872.
A. Schultz. Deutsches Leben im XIV. und XV. Jahrhundert. Wien 1892.
O. Stoll, zit. in [48].
E. Fuchs. Illustrierte Sittengeschichte vom Mittelalter bis zur Gegenwart. Renaissance nebst Ergänzungsband. München.
[106] G. Hirth. Kulturgeschichtliches Bilderbuch aus drei Jahrhunderten. Bd. 1. Leipzig/München.
[107] Th. L. W. von Bischoff. Äußere weibliche Geschlechts- und Begattungsorgane des Menschen und der Affen. Abhandl. Math.-phys. Klasse Akad. Wissensch. München. Bd. 13. 1880.
R. Hartmann. Weibliche Geschlechtsteile der anthropoiden Affen usw. Ztschr. Ethnol. Bd. 18. 1886.
H. Friedenthal. Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen. I. V. Jena 1908. 1910.
L. Heck, zit. in [95].
[108] Th. L. W. von Bischoff, zit. in [107].
R. Blanchard. La stéatopygie et le tablier des femmes boschimanes. Bull. Soc. Zool. France. vol. 8. 1883.
W. Waldeyer. Über die Hottentottenschürze. Ztschr. Ethnol. Bd. 17. 1885.
F. Seiner (1913), zit. in [94].
[109] A. Merensky. Über die Hottentotten. Ztschr. Ethnol. Bd. 7. 1875.
M. Bartels. Reife-Unsitten bei den Bawenda in Nord-Transvaal. Ztschr. Ethnol. Jahrg. 28. 1896.
[110] K. Weule. Wiss. Ergebn. einer ethnographischen Forschungsreise in den Südosten Deutsch-Ostafrikas. Mitteil. Deutsch. Schutzgeb. Erg.heft 1. 1908.
[111] N. von Miklucho-Maclay. Anthropologische Notizen. Ztschr. Ethnol. Bd. 10. 1878.
J. S. Kubany in: W. Joest. Tätowieren, Narbenzeichnen und Körperbemalen. 1887.
[112] E. Westermarck. Geschichte der menschlichen Ehe. Deutsche Ausgabe. Jena 1893.
C. H. Stratz. Die Frauenkleidung und ihre natürliche Entwicklung. Stuttgart 1904.

Zu Kapitel 18: Die sexuellen Waffen.

[1] A. S. Pearse. Habits of fiddler crabs. Annual Rep. Smiths. Inst. for 1913. Washington 1914.
[2] P. Cameron. A monograph of the british phytophagous Hymenoptera. London 1882—85.
[3] H. Müller. Anwendung der Darwinschen Lehre auf Bienen. Verh. Nat.hist. Ver. pr. Rheinl. und Westfalens. Jahrg. 29. 1872.
[4] H. G. Stehlin. Über die Geschichte des Suiden-Gebisses. Abh. Schweiz. paläont. Gesellsch. Bd. 26. 27. 1899. 1900.
[5] H. G. Stehlin, zit. in [4].
K. Deninger. Über Babirusa. Ber. Nat.forsch. Gesellsch. Freiburg. Bd. 17. 1909.
[6] J. A. Allen. History of North American Pinnipeds. Washington 1880.
[7] R. Hartmann. Der Gorilla. Leipzig 1880.
E. Selenka. Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere. 6. und 7. Heft. Menschenaffen. Wiesbaden 1898, 1899.
[8] A. B. Meyer. Abbildungen von Vogel-Skeletten. Bd. 1. Dresden 1879—88.
H. Gadow. Vögel. In: Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1891.
W. R. Ogilvie-Grant. Catalogue of the game birds. Catal. Birds Brit. Mus. vol. 22. London 1893.
[9] J.-A. Jeffries. On the claws and spurs on birds wings. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. vol. 21. 1880/82.
P. L. Sclater. On the claws and spurs of birds wings. The Ibis. 5. ser. vol. 4. 1886.
[10] H. Gadow, zit. in [8].
[11] A. Milne Edwards. Recherches anatomiques etc. sur la famille des Chevrotains. Ann. Scienc. Natur. Zool. 5. sér. tome 2. 1864.
M. Weber. Die Säugetiere. Jena 1904.
[12] A. Milne Edwards, zit. in [11].
R. Lydekker. The deer of all lands. London 1898.
[13] R. Lydekker, zit. in [12].
M. Weber, zit. in [11].
[14] R. Lydekker. The Ichang tufted deer. Proc. Zool. Soc. London for 1904. vol. II.
[15] H. Nitsche. Abnormitäten des Rehwildes. Tharandter Forstl. Jahrb. Bd. 33. 1883.

[16] W. E. de Winton. Existing forms of Giraffe. Proc. Zool. Soc. London for 1897.
H. Nitsche. Studien über Hirsche. Leipzig 1898.
O. Thomas. Five-horned Giraffe obtained near Mount Elgon. Proc. Zool. Soc. London for 1901.
E. Ray Lankester. Origin of the lateral horns of the Giraffe in foetal life. Proc. Zool. Soc. London for 1907.
[17] C. J. Forsyth Major. On a specimen of the Okapi. Proc. Zool. Soc. London for 1902.
J. Fraipont. Okapia. Ann. Musée Congo. Zool. 2. sér. tome 1. 1907.
E. Ray Lankester. Rudimentary antlers in the Okapi. Proc. Zool. Soc. London for 1907.
[18] K. A. Zittel. Handbuch der Paläobiologie. Bd. 4. Mammalia. München/Leipzig 1891/93.
O. Abel. Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1912.
[19] L. Rhumbler. Fehlt den Cerviden das Os cornu? Zool. Anz. Bd. 42. 1913.
[20] H. Nitsche, zit. in [16].
A. Rörig. Über Geweihentwicklung und Geweihbildung. II. Arch. Entw.mech. Bd. 10. 1900.
H. Gadow. The evolution of horns and antlers. Proc. Zool. Soc. London for 1902. vol. I.
A. Zimmer. Entwicklung und Ausbildung des Rehgehörns. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 22. 1905.
Fambach. Geweih und Gehörn. Ztschr. Naturwiss. (Halle). Bd. 81. 1909.
L. Rhumbler, zit. in [19].
[21] E. Ray Lankester, zit. in [17].
[22] K. A. Zittel, zit. in [18].
Fambach, zit. in [20].
[23] V. Brooke. Classification of the Cervidae. Proc. Zool. Soc. London for 1878.
H. Nitsche, zit. in [16].
A. Rörig. Über Geweihentwicklung und Geweihbildung. I—III. Arch. Entw.mech. Bd. 10. 11. 1900. 1901.
[24] H. Nitsche, zit. in [16].
J. U. Dürst. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Hörner der Cavicornia. Forschungen aus dem Gebiete der Landwirtschaft. Festschr. Adolf Kraemer. 1902.
Fambach, zit. in [20].
[25] R. W. Shufeldt. Notes on horned mammals etc. Journ. comp. Medic. and Surgery. vol. 10. 1889.
R. E. Holding. Horn-growth in the St. Kilda-Sheep. Proc. Zool. Soc. London for 1903. vol. II.
— On the St. Kilda or hebridean four-horned sheep. Proc. Zool. Soc. London for 1909. vol. I.
[26] Vergl. für die folgenden Ausführungen neben Fambach (zit. in [20]) vor allem die erschöpfende Analyse bei:
E. Lönnberg. Studies on Ruminants. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 35. 1901.
[27] H. Nitsche, zit. in [16].
A. Rörig. Über Geweihentwicklung und Geweihbildung. I. Arch. Entw.mech. Bd. 10. 1900.
[28] K. A. Zittel, zit. in [18].
[29] E. Blyth. Living asiatic species of Rhinoceros. Journ. Asiat. Soc. Bengal. vol. 31. 1863.

Zu Kapitel 19: Die Hilfsorgane der Eiablage.

[1] F. Vejdovský. System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884.
F. E. Beddard. A monograph of the order of Oligochaeta. Oxford 1895.
A. Ditlevsen. Studien an Oligochaeten. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 77. 1904.
[2] E. Brumpt. Reproduction des Hirudinées. Mém. Soc. Zool. France. tome 13. 1900.
[3] J. Künckel d'Herculais. Invasions des Acridiens vulgo Sauterelles en Algérie. tome 2. 1893.
— Mécanisme physiologique de la ponte chez les Acrididés. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 119. 1894.
[4] J. H. Wood. On oviposition, and the ovipositor, in certain Lepidoptera. Entomol. Monthly Magaz. 2. ser. vol. 2. 1891.
H. Stitz. Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren. 2. Der weibliche Genitalapparat. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 15. 1902.
H. M. Edelstein. Oviposition of Nonagria. Transact. Entomol. Soc. London for 1907.
[5] A. Berlese. Gli insetti. vol. I. Milano 1909.
[6] W. Wesché. The Genitalia of both the sexes in Diptera. Transact. Linn. Soc. London. 2. ser. vol. 9. Zool. 1906.
C. G. Hewitt. The structure, development, and bionomics of the house-fly, Musca domestica. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 51. 52. 1907. 1908.
[7] C. Demandt. Der Geschlechtsapparat von Dytiscus marginalis. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 103. 1912.
H. Blunck. Das Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis. 1. Teil, 2. Teil. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 102. 104. 1912. 1913.
C. Wesenberg-Lund. Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten. Fortschr. Nat.wiss. Forsch. Bd. 8. 1913.
[8] R. Heymons. Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten. Morph. Jahrb. Bd. 24. 1896.

K. W. Verhoeff. Morphologie der Coxalorgane und Genitalanhänge der Tracheaten. Zool. Anz. Bd. 26. 1903.
K. Escherich. Das System der Lepismatiden. Zoologica. Heft 43. 1904.
H. W. van der Weele. Morphologie und Entwicklung der Gonapophysen der Odonaten. Tijdschr. voor Entomol. Deel 49. 1906.
[9] B. Grassi. Anatomia comparata dei Tisanuri. Mem. R. Accad. Lincei (4). vol. 4. 1888.
J. T. Oudemans. Zur Kenntnis der Thysanura und Collembola. Bijdr. tot de Dierkunde. Afl. 16. 1888.
E. Haase. Die Abdominalanhänge der Insekten. Morph. Jahrb. Bd. 15. 1889.
R. Heymons. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 63. 1897.
V. Willem. Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. Mém. Cour. et Mém. Sav. étrang. Acad. R. de Belgique. tome 58. 1899/1900.
[10] K. Jordan. Anatomie und Biologie der Physapoda. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 47. 1888.
[11] L. C. Miall and A. Denny. The structure and life-history of the cockroach. London 1886.
[12] D. Sharp. Account of the Phasmidae. Zool. Results Willey. pt. 1. Cambridge 1898.
[13] Lacaze-Duthiers. Armure génitale femelle des Insectes Orthoptères. Ann. Scienc. Natur. Zool. 3. sér. tome 17. 1852.
H. Dewitz. Bau und Entwicklung des Stachels und der Legescheide einiger Hymenopteren und der grünen Heuschrecke. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 25. 1875.
C. Brunner von Wattenwyl. Die morphologische Bedeutung der Segmente etc. bei den Orthopteren. Festschr. Zool. bot. Gesellsch. Wien. 1876.
J.-H. Fabre. Étude sur les Locustiens. Ann. Scienc. Natur. Zool. 8. sér. tome 1. 1896.
[14] H. W. van der Weele, zit. in [8].
[15] H. W. van der Weele, zit. in [8].
F. Balfour-Browne. Life history of the Agrionid dragonfly. Proc. Zool. Soc. London for 1909.
C. Wesenberg-Lund, zit. in [7].
— Odonaten-Studien. Int.nat. Revue Hydrob. Plankt. Bd. 6. 1913.
[16] C. Verhoeff. Abdominalsegmente der weiblichen Hemiptera. Verh. Nat.hist. Ver. pr. Rheinl. und Westfalens. Jahrg. 50. 1893.
R. Heymons. Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Nova Acta Leop.-Carol. Halle. Bd. 74. 1899.
H. Wefelscheid. Biologie und Anatomie von Plea minutissima. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 32. 1912.
[17] E. Zander. Der Bau der Biene. Stuttgart 1911.
[18] Lacaze-Duthiers. L'armure génitale des Insectes. Ann. Scienc. Natur. Zool. 3. sér. tome 12. 14. 1849. 1850.
C. Kraepelin. Bau, Mechanismus und Entwicklungsgeschichte des Stachels der bienenartigen Thiere. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 23. 1873.
P. Cameron. A monograph of the british phytophagous Hymenoptera. London 1882—85.
E. Zander. Morphologie des Stachelapparates der Hymenopteren. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 66. 1899.
E. Enslin. Die Blatt- und Holzwespen Mitteleuropas. In: Die Insekten Mitteleuropas, herausgegeben von Chr. Schröder. Bd. 3. Stuttgart 1914.
[19] Lacaze-Duthiers, zit. in [18].
C. Kraepelin, zit. in [18].
W. Pampel. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Ichneumoniden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 108. 1914.
[20] L.-G. Seurat. Hymenoptères entomophages. Ann. Scienc. Natur. Zool. 8. sér. tome 10. 1899.
W. Pampel, zit. in [19].
O. Schmiedeknecht. Die Schlupfwespen Mitteleuropas. In: Die Insekten Mitteleuropas, herausgegeben von Chr. Schröder. Bd. 2. Stuttgart 1914.
[21] K. Escherich. Die Forstinsekten Mitteleuropas. Bd. 1. Berlin 1914.
[22] R. Hesse und F. Doflein. Tierbau und Tierleben. Bd. 2. Leipzig/Berlin 1914.
[23] W. Pampel, zit. in [19].
[24] P. Marchal. Biologie et développement des Hymenoptères parasites. II. Les Platygastres. Arch. Zool. exp. génér. 4. sér. tome 4. 1906.
[25] H. Adler. Generationswechsel der Eichen-Gallwespen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 35. 1881.
M. W. Beyerinck. Erste Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Verh. Akad. Wetensch. Deel. 22. 1883.
— Gallbildung und Generationswechsel bei Cynips calicis. Verh. Akad. Wetensch. 2. Sect. Deel 5. 1896.
[26] W. Baer. Die Tachinen als Schmarotzer der schädlichen Insekten. Ztschr. angewandte Entomol. Bd. 6. 1920.
[27] F. C. Noll. Gewohnheiten und Eierlegen des Bitterlings. Zool. Garten. Jahrg. 18. 1877.
A. Olt. Lebensweise und Entwicklung des Bitterlings. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 55. 1893.
[28] C. Th. E. von Siebold. Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1863.

[29] H. W. de Graaf. Sur la construction des organes génitaux des Phalangiens. Leiden 1882.
R. Rössler. Anatomie der Phalangiden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 36. 1882.
H. Henking. Biologische Beobachtungen an Phalangiden. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 3. 1888.
J. C. C. Loman. Anatom. Untersuchungen an chilenischen und anderen Opilioniden. Zool. Jahrb. Suppl. VI. (Fauna Chil.) Bd. 3. 1905.
[30] C. Kraepelin, zit. in [18].
G. Carlet. Venin et aiguillon de l'abeille. Ann. Scienc. Natur. Zool. 7. sér. tome 9. 1890.
E. Zander, zit. in [18].
— zit. in [17].
[31] C. Kraepelin, zit. in [18].
L.-G. Seurat, zit. in [20].
W. Pampel, zit. in [19].
[32] Ch. Janet. Sur la Vespa crabro. Ponte. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 120. 1895.
[33] H. Dewitz. Bau und Entwicklung des Stachels der Ameisen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 28. 1877.
O. W. Beyer. Giftapparat von Formica rufa. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 25. 1891.
E. Zander, zit. in [18].
E. Foerster. Stechapparat der Ameisen. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 34. 1912.
[34] H. von Ihering. Der Stachel der Meliponen. Entomol. Nachr. (Katter). Jahrg. 12. 1886.
H. von Buttel-Reepen. Die phylogenetische Entstehung des Bienenstaates. Biol. Ctrbl. Bd. 23. 1903.
H. von Ihering. Biologie der stachellosen Honigbienen Brasiliens. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 19. 1904.

Zu Kapitel 20: Die Verwendung des elterlichen Körpers im Dienste der Brutpflege. I.

[1] R. Hesse und F. Doflein. Tierbau und Tierleben. Bd. 2. Leipzig/Berlin 1914.
[2] K. Möbius. Eigenschaften und Ursprung der Schleimfäden des Seestichlingnestes. Arch. mikr. Anat. Bd. 25. 1885.
E. E. Prince. Nest and development of Gastrosteus spinachia. Ann. Mag. Nat. Hist. 5. ser. vol. 16. 1885.
[3] O. Steche. Fische. Brehms Tierleben. 4. Aufl. Leipzig/Wien 1914.
[4] H. A. Bernstein. Über die Nester der Salanganen. Journ. für Ornithol. Jahrg. 7. 1859.
[5] O. Nüsslin. Zur Biologie der Schizoneuriden-Gattung Mindarus. Biol. Ctrbl. Bd. 20. 1900.
[6] L. Dreyling. Die wachsbereitenden Organe bei den gesellig lebenden Bienen. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 22. 1905.
[7] Th. Gill. Parental care among fresh-water fishes. Ann. Rep. Smiths. Inst. for 1905. Washington 1906.
O. Steche, zit. in [3].
[8] B. G. Smith. Life history and habits of Cryptobranchus allegheniensis. Biol. Bull. vol. 13. 1907.
[9] E. Korschelt. Über Ophryotrocha puerilis. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 57. 1894.
[10] H. Simroth. Gastropoda prosobranchia. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1896—1907.
[11] M. Sars. Entwicklung der Seesterne. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 10. Bd. I. 1844.
— Fauna littoralis Norvegiae. 1. Heft. Christiania 1846.
A. T. Masterman. Early development of Cribrella oculata. Transact. Roy. Soc. Edinburgh. vol. 40. 1905.
[12] R. Heymons. Die Vielfüßler, Insekten und Spinnenkerfe. Brehms Tierleben. 4. Aufl. Leipzig u. Wien 1915.
[13] R. Heymons. Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica. Heft 33. 1901.
[14] P. und F. Sarasin. Entwicklungsgeschichte u. Anatomie der ceylonesischen Blindwühle. Ergebn. Nat.wiss. Forsch. Ceylon. Bd. 2. Wiesbaden 1887.
A. Brauer. Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Gymnophionen. I. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 10. 1897.
[15] F. Werner. Kriechtiere. Brehms Tierleben. 4. Aufl. Bd. 5. Leipzig/Wien 1913.
[16] St. Apathy. Süßwasser-Hirudineen. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 3. 1888.
L. Johansson. Hirudinea, in: Die Süßwasserfauna Deutschlands (herausgeg. von A. Brauer). Heft 13. Jena 1909.
H. Bolsius. Biologie des Clepsines. Zool. Anz. Bd. 38. 1911.
[17] E.-G. Racovitza. Sur la Micronereis variegata. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 116. 1893.
[18] R. Schmidtlein. Übersicht über das Erscheinen größerer pelagischer Tiere usw. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 1. 1879.
[19] F. Guitel. Moeurs de trois Blenniidés. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 1. 1893.
[20] F. Guitel. Moeurs du Globius minutus. Arch. Zool. exp. génér. 2. sér. tome 10. 1892.
[21] C. Kerbert. Fortpflanzung von Megalobatrachus maximus. Zool. Anz. Bd. 27. 1904.
[22] O. P. Hay. Observations on Amphiuma and its young. Americ. Natural. vol. 22. 1888.
[23] A. Brauer, zit. in [14].

[24] Für die Einzelheiten des folgenden vergleiche man vor allem Brehms Tierleben. 4. Aufl. Vögel. Leipzig u. Wien 1911—13.
[25] H. Barkow. Anatom.-physiologische Untersuchungen, vorzüglich über das Schlagadersystem der Vögel. Arch. Anat. Physiol. (Meckel). Jahrg. 1829.
H. Gadow. Vögel. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1891.
[26] F. Richters. Die Eier der Tardigraden. Ber. Senckenberg. Nat.forsch. Gesellsch. Frankfurt 1904.
J. Henneke. Biologie und Anatomie des Tardigraden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 97. 1911.
[27] C. von Wistinghausen. Entwicklung von Nereis Dumerilii. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 10. 1891.
F. Hempelmann. Naturgeschichte von Nereis dumerilii. Zoologica. Heft 62. 1911.
[28] Ch. Gravier. Annélides incubateurs. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 152. 1911.
[29] B. Dean. Development of the californian hag-fish, Bdellostoma stouti. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 40. 1898.
F. Doflein. Eibildung und Eiablage von Bdellostoma stouti. Festschr. C. von Kupffer. Jena 1899.
[30] H. Eisig. Capitelliden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 16. 1887.
[31] L. Plate. Naturgeschichte der Rotatorien. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 19. 1886.
[32] H. Lacaze-Duthiers. Anatomie et embryogénie des Vermets. Ann. Scienc. natur. Zool. 4. sér. tome 13. 1860.
[33] M. Ussow. Zoolog. embryologische Untersuchungen. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 40. Bd. I. 1874.
— Entwicklung der Cephalopoden. Arch. de Biol. tome 2. 1881.
[34] R. Michael. Über Aptychen und Ammonitenbrut. 72. Jahresber. Schles. Gesellsch. Vaterl. Kultur für 1894. 1895.
[35] A. Moquin-Tandon. Monographie de la famille des Hirudinées. Paris 1846.
K. Kowalevsky. Étude biologique de l'Haementeria costata. Mém. Acad. Scienc. Pétersbourg. 8. sér. vol. 11. 1900.
H. Bolsius, zit. in [16].
L. A. Moltschanov. Biologie der Clepsinen. Zool. Anz. Bd. 38. 1911.
[36] W. Thomson. Mode of propagation of certain Echinoderms of the Southern Sea. Journ. Linn. Soc. London. vol. 13. 1876. (Rep. Chall. Exp. Narrative. vol. 1. 1885.)
H. Ludwig. Die Ophiuren der Sammlung Plate. Zool. Jahrb. Suppl. IV. 1898.
— Ophiuroideen. Hamburger Magalhaens. Sammelreise. 1899.
[37] W. Thomson, zit. in [36].
W. P. Sladen. Report on the Asteroidea. Rep. Chall. Exp. Zool. vol. 30. 1889.
[38] W. Thomson. zit. in [36].
S. Loven. Echinologica. Bih. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 18. 1892.
[39] K. A. Andersson. Brutpflege bei Antedon hirsuta. Wiss. Ergebn. Schwed. Südpolar-Exp. 1901—03. Bd. 5. 1905.
[40] A. Dohrn. Pantopoden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 3. 1881.
[41] A. Menge. Lebensweise der Arachniden. Neueste Schrift. Nat.forsch. Gesellsch. Danzig. Bd. 4. 1851.
Th. H. Montgomery. Habits of spiders. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. vol. 55. 1903.
[42] G. A. Boulenger. Nursing habits of two south-american frogs. Proc. Zool. Soc. London for 1895.
G. Brandes und W. Schoenichen. Die Brutpflege der schwanzlosen Batrachier. Abh. Nat.-forsch. Gesellsch. Halle. Bd. 22. 1901.
[43] W. H. Hudson. The Naturalist in La Plata. London 1892.
[44] A. Kowalevsky et A.-F. Marion. Histoire embryogénique des Alcyonaires. Ann. Mus. Hist. nat. Marseille. Zool. tome 1. 1883.
[45] H. Prouho. Contribution à l'histoire des Bryozoaires. Arch. Zool. exp. génér. 2. sér. tome 10. 1892.
[46] F. D. Dyster. Notes on Phoronis hippocrepia. Transact. Linn. Soc. London. vol. 22. 1859.
J. Ikeda. Development, structure and metamorphosis of Actinotrocha. Journ. Coll. Sci. Japan. vol. 13. 1900/01.
M. de Selys-Longchamps. Phoronis. Fauna Flora Neapel. Monogr. 30. 1907.
[47] F. Cohn. Fortpflanzung der Räderthiere. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 7. 1856.
W. Salensky. Entwicklungsgeschichte der Brachionus urceolaris. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 22. 1872.
E.-F. Weber. Rotateurs des environs de Génève. Arch. de Biol. tome 8. 1888.
[48] A. Gruber. Generationsorgane der freilebenden Copepoden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 32. 1879.
O. Schmeil. Deutschlands freilebende Süßwasser-Copepoden. Bibl. Zool. Heft 11. 15. 21. 1892—96.
Ch. B. Wilson. North American parasitic Copepods. Proc. Unit. Stat. Nation. Mus. vol. 28ff. 1905ff.
H. Matscheck. Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Arch. Zellforsch. Bd. 5. 1910.
[49] G. O. Sars. Report on the Schizopoda. Rep. Chall. Exp. Zool. vol. 13. 1885.

A. Gerstaecker und A. E. Ortmann. Crustacea. 2. Hälfte: Malacostraca. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1901.
[50] J. Barrois. Développement des Chelifer. Rev. Suisse. Zool. tome 3. 1895/96.
[51] J. H. List. Orthezia cataphracta. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 45. 1887.
E. Bordage. Notes biolog. recueillies à l'île de la Réunion. Bull. Scient. France et Belg. tome 47. 1913.
[52] W. Pampel. Weibliche Geschlechtsorgane der Ichneumoniden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 108. 1914.
[53] G. A. Drew. Life-history of Nucula delphinodonta. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 44. 1901.
[54] L. Plate. Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zool. Jahrb. Suppl. V. (Fauna Chilens. II.) 1901.
H. Heath. Breeding habits of Chitons of the Californian coast. Zool. Anz. Bd. 29. 1906.
[55] A. Reichensperger. Drüsen bei Crinoiden. Zool. Anz. Bd. 33. 1908.
[56] K. Koehler. Astéries etc. de l'Expéd. antarctique nation. écoss. Transact. R. Soc. Edinburgh. vol. 46. 1909.
[57] H. Ludwig. Brutpflege bei Psolus antarcticus. Zool. Anz. Bd. 20. 1897.
— Holothurien. Hamburger Magalhaens. Sammelreise. 1898.
R. P. Cowles. Cucumaria curata. J. Hopk. Univ. Circ. Nr. 195. 1907.
[58] W. Thomson, zit. in [36].
A. Agassiz. Report on the Echinoidea. Rep. Chall. Exp. Zool. vol. 3. 1881.
Th. Mortensen. Echinoiden. Deutsche Südpolar-Exped. Bd. 11. 1910.
[59] M. Sars. Zur Entwicklung der Anneliden. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 11. Bd. 1. 1845.
C. Viguier. Animaux inférieurs de la baie d'Alger. Arch. Zool. exp. génér. 2. sér. tome 2. 1884.
M. A. Schively. Anatomy and development of Spirorbis borealis. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1897.
U. Pierantoni. La gestazione esterna. Archivio Zool. vol. 1. 1903.
— Gestazione esterna della Pionosyllis pulligera. Monitore Zool. Ital. vol. 16. 1905.
J. F. zur Loye. Anatomie von Spirorbis borealis. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 26. 1908.
H. Augener. Polychaeten von Roscoff usw. Zool. Anz. Bd. 36. 1910.
[60] K. Samson. Eiablage und Larve der Zecke Rhipicephalus sanguineus. Sitz.ber. Gesellsch. Nat. Freunde Berlin. 1908.
— Anatomie und Biologie von Ixodes ricinus. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 93. 1909.
[61] E. Schmidt. Beteiligung der Männchen einiger Belostomiden an der Brutpflege. Sitz.ber. Gesellsch. Nat. Freunde. 1895.
F. W. Slater. Egg-carrying habit of Zaitha. Americ. Natural. vol. 33. 1899.
C. Wesenberg-Lund. Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten. Fortschr. Nat.wiss. Forsch. Bd. 8. 1913.
[62] H. H. Wilder. Desmognathus fusca und Spelerpes bilineatus. Americ. Natural. vol. 33. 1899.
[63] G. Brandes und W. Schoenichen. Die Brutpflege der schwanzlosen Batrachier. Abh. Nat.-forsch. Gesellsch. Halle. Bd. 22. 1901.
[64] F. Werner. Lurche. Brehms Tierleben. 4. Aufl. Bd. 4. Leipzig/Wien 1912.
[65] P. Kammerer. Experim. Veränderung der Fortpflanzungstätigkeit bei Geburtshelferkröte usw. Arch. Entw.mech. Bd. 22. 1906.
G.-A. Boulenger. Accouplement et ponte de l'Alyte accoucheur, Alytes obstetricans. Bull. Acad. Roy. Belg. 1912.
[66] A. Günther. Propagation of some Ceylonese tree-frogs. Ann. Mag. Nat. Hist. 4. ser. vol. 17. 1876.
[67] G. A. Boulenger. New tree-frog of the genus Hyla. Proc. Zool. Soc. London for 1904. vol. II.
[68] A. Brauer. Neuer Fall von Brutpflege bei Fröschen. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 12. 1898.
[69] M. Uljanin. Sur le genre Sagitella. Arch. Zool. exp. génér. tome 7. 1878.
[70] Th. H. Montgomery. Habits of spiders. Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia. vol. 55. 1903.
A. Lécaillon. Origine de l'habitude qu'ont les Lycosidae de porter leur cocon etc. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. tome 57. 1905.
F. Dahl. Die Lycosiden oder Wolfsspinnen Deutschlands. Nova Acta Leop.-Carol. Halle. Bd. 88. 1908.
[71] C. Börner. Morphologie der Arthropoden. I. Pedipalpen. Zoologica. Heft 42. 1904.
[72] A. Dohrn. Pantopoden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 3. 1881.
P. P. C. Hoek. Pycnogonida. Rep. Chall. Exp. Zool. vol. 3. 1881.
G. O. Sars. Pycnogonida. Norweg. North.-Atlant. Exp. Zool. 1891.
L. J. Cole. On Discoarachne brevipes. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 15. 1901.
Habits of Pycnogonids. Biol. Bull. vol. 2. 1901.
Ten-legged Pycnogonids. Ann. Mag. Nat. Hist. 7. ser. vol. 15. 1905.
J. C. C. Loman. Biologische Beobachtungen an einem Pantopoden. Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. 2. ser. Deel 10. 1908.
[73] W. Giesbrecht. Stomatopoden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 33. 1910.
[74] W. K. Brooks and F. H. Herrick. Embryology and metamorphosis of the Macroura. Memoirs Nat. Acad. Sci. vol. 5. 1891.
H. Coutière. Les Alpheidae. Ann. Scienc. Natur. Zool. 8. sér. tome 9. 1899.

[75] G. Pfeffer. Dimorphismus bei den Weibchen der Portuniden. Jahrb. Hamburg. Wissensch. Anst. Jahrg. 7. 1889.
J. Hornell and T. Southwell. New species of Pinnoteres. Rep. Marine Zool. Okhamandal. pt. 1. London 1909.
[76] E. A. Andrews. Breedings habits of crayfish. Americ. Natural. vol. 38. 1904.
— Egg-laying of crayfish. Americ. Natural. vol. 40. 1906.
H. Ch. Williamson. Life histories of the edible crab and of other Decapod Crustacea. 22. Ann. Rep. Fish. Board Scotland. pt. 3. Scient. Inv. 1904.
A. Appellöf. Untersuchungen über den Hummer. Berg. Mus. Skrift. N. R. Bd. 1. 1909.
[77] A. Gerstaecker und A. E. Ortmann, zit. in [49].
R. Issel. Biologia e morfologia dei crostacei decapodi. I. Paguridi. Archivio Zool. vol. 4. 1910.
[78] A. E. Grube. Bemerkungen über die Phyllopoden. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 19. Bd. I. 1853.
A. S. Packard jun. Monograph of the Phyllopod Crustacea of North America. 12. Ann. Rep. U. St. Geol. Survey. 1883.
N. von Zograf. Phyllopodenstudien. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 86. 1907.
[79] W. Thomson, zit. in [36].
H. Théel. Holothurioidea, pt. 2. Rep. Chall. Exp. Zool. vol. 14. 1886.
W. P. Sladen, zit. in [37].
H. Ludwig. Drei Mittheilungen über alte und neue Holothurienarten. Sitz.ber. Akad. Wiss. Berlin. Phys.-math. Kl. 1887.
L. Döderlein. Die Echinodermen. In: Zool. Ergebn. usw. Bäreninsel u. Westspitzbergen. Wiss. Meeresuntersuch. N. F. Bd. 4. Abt. Helgoland. Heft 2. 1900.
[80] M. Weber. A new case of parental care among fishes. Akad. Vet. Amsterdam. Proc. Sect. of Sci. vol. 13. 1910.
— Süßwasserfische aus Niederländ. Neu-Guinea. Nova Guinea. vol. 9. Zool. 1913.
F. Guitel. L'appareil fixateur de l'oeuf du Kurtus gulliveri. Arch. Zool. exp. génér. tome 52. 1913.
[81] G. A. Boulenger, zit. in [42].
[82] D. F. Weinland. Über den Beutelfrosch. Müllers Arch. Anat. Physiol. Jahrg. 1854.
G. Brandes u. W. Schoenichen, zit. in [42].
[83] J. Wyman. Development of the „Surinam toad" (Pipa americana). Americ. Journ. Sci. Arts. 2. ser. vol. 17. 1854.
A. von Klinckowström. Anatomie der Pipa americana. I. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 7. 1894.
A. D. Bartlett. Breeding of the Surinam water-toad. Proc. Zool. Soc. London for 1896.
[84] F. Leydig. Bruträume der Wabenkröte. Zool. Anz. Bd. 19. 1896.
[85] G. Duncker. Biologische Beobachtungen an Lophobranchiern. Abh. Gebiete Nat.wiss. Bd. 16. Hamburg 1900.
A. Huot. Poissons lophobranches. Ann. Scienc. natur. Zool. 8. sér. tome 14. 1902.
L. Cohn. Bruttasche von Syngnathus typhle. Anat. Anz. Bd. 24. 1904.
A. Skell. Fortpflanzungsgeschäft des Seepferdchens. Blätt. Aquar. Terrar.kunde. Jahrg. 16. 1905.
E. W. Gudger. Breeding habits etc. of the pipefish, Siphostoma floridae. Proc. Unit. Stat. Nation. Mus. vol. 29. 1906.
M. Petersen. Brutpflege der Lophobranchier. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 24. 1907.
R. Kolster. Die Embryotrophe bei den Lophobranchiern. Anat. Hefte. I. Abteil. 1907.
[86] J. Wyman. Unusual modes of gestation. Americ. Journ. Sci. Arts. 2. ser. vol. 27. 1859.
L. Vaillant. Appendices de Bloch chez Aspredo. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 126. 1898.
[87] H. F. E. Jungersen. Ichthyotomical contributions. II. Danske Vid. Selsk. Skrift. 7. R. Bd. 8. 1910.
A. Willey. Occurence of Solenostoma off the coast of Ceylon. Spolia Zeylanica. vol. 6. Colombo 1910.
[88] A. Della Valle. Gammarini. Fauna Flora Neapel. Monogr. 20. 1893.
[89] G. O. Sars. Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège. Christiania 1867.
J. Schöbl. Fortpflanzung isopoder Crustaceen. Arch. mikr. Anat. Bd. 17. 1880.
P. Mayer. Die Caprelliden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 6. 1882. Nachtrag: Monogr. 17. 1890.
H. Friedrich. Geschlechtsverhältnisse der Oniscicden. Ztschr. Naturwiss. (Halle). Bd. 56. 1883.
G. Leichmann. Naturgeschichte der Isopoden. Bibl. Zool. Heft 10. 1891.
[90] G. O. Sars, zit. in [89].
— Report on the Schizopoda. Rep. Chall. Exp. Zool. vol. 13. 1885.
C. Claus. Organismus der Nebaliden. Arb. Zool. Inst. Wien. tom. 8. 1889.
A. Gerstaecker und A. E. Ortmann, zit. in [49].
M. Samter und W. Weltner. Biolog. Eigentümlichkeiten der Mysis relicta usw. Zool. Anz. Bd. 27. 1904.
[91] A. Giard et J. Bonnier. Contributions à l'étude des Bopyriens. Trav. Inst. Zool. Lille et Labor. Zool. Wimereux. tome 5. 1887.
— — Épicarides de la famille des Dajidae. Bull. Scient. France et Belg. tome 20. 1889.

J. Bonnier. Contribution à l'étude des Épicarides. Les Bopyridae. Trav. Stat. Zool. Wimereux. tome 8. 1900.
M. Caullery. Liriopsidae. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 18. 1906/08.
G. Gilson. Prodajus ostendensis. Bull. Scient. France et Belg. tome 43. 1909.
[92] W. Thomson, zit. in [36].
A. Agassiz, zit. in [58].
S. Loven, zit. in [38].
H. L. Clark. Brood-protection and sexual dimorphism among Echinoderms. Science. N. S. vol. 29. 1909.
Th. Mortensen. Echinoidea. Wiss. Ergebn. Schwed. Südpolar-Exp. Bd. 6. 1910.
[93] Cl. Hartlaub. Bau der Eleutheria. Zool. Anz. Bd. 9. 1886.
— Cladonemiden. Zool. Anz. Bd. 10. 1887.
H. Müller. Eibildung bei Cladonemiden und Codoniden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 89. 1908.
[94] O. Carlgren. Brutpflege der Actiniarien. Biol. Ctrbl. Bd. 21. 1901.
J. A. Clubb. Actiniae, with an account of their peculiar brood chambers. Rep. Collect. Southern Cross. London 1902.
[95] H. Lacaze-Duthiers. Brachiopodes vivants de la Méditerranée. Ann. Scienc. Natur. Zool. 4. sér. tome 15. 1861.
A. E. Shipley. Structure and development. of Argiope. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 4. 1883.
M. A. Schulgin. Argiope Kowalevskii. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 41. 1885.
[96] Th. Mortensen. Anatomie und Entwicklung der Cucumaria glacialis. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 57. 1894.
E. W. Mac Bride and J. C. Simpson. Echinoderma. II. Echinoderm larvae. Nation. Antarct. Exp. 1901—04. Natur. Hist. vol. 4. Zool. London 1908.
[97] G. Leichmann, zit. in [89].
H. J. Hansen. Propagation, structure and classification of the family Sphaeromidae. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 49. 1906.
[98] R. von Lendenfeld. Zur Brutpflege von Echidna. Zool. Anz. Jahrg. 9. 1886.
W. Haacke. Über die Entstehung des Säugetiers. Biol. Ctrbl. Bd. 8. 1889.
R. Semon. Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen. Denkschr. med.-nat.wiss. Gesellschaft Jena. Bd. 5. 1894.
G. Ruge. Die Hautmuskulatur der Monotremen. Denkschr. med. nat.wiss. Gesellsch. Jena. Bd. 5. 1895.
E. Bresslau. Die Entwicklung des Mammarapparates der Monotremen usw. I. II. [Denkschr. med. nat.wiss. Gesellsch. Jena. Bd. 7. 1912.
— Der Mammarapparat. Ergebn. Anat. Entw.gesch. Bd. 19. 1909.
[99] Vergl. dazu besonders: E. Bresslau (1907), zit. in [98].
[100] Brehms Tierleben. 4. Aufl. Vögel. Bd. 1. Leipzig und Wien 1911.
[101] Vergl. hierzu besonders: E. Bresslau. Die Entwicklung des Mammarapparates der Monotremen, Marsupialier und einiger Placentalier. III. Denkschr. med.-nat.wiss. Gesellsch. Jena. Bd. 7. 1912.
[102] O. Katz. Zur Kenntnis der Bauchdecke und der mit ihr verknüpften Organe bei den Beutelthieren. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 36. 1882.
W. Leche. Mammalia. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1897.
A. Carlsson. Marsupialregion bei den Beutelthieren. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 18. 1903.
E. Bresslau, zit. in [101].
[103] L. Heck. Das Tierreich. Bd. 2. Säugetiere. (Hausschatz des Wissens. Abt. 6.) 1897.
[104] F. Leydig. Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen 1860.
A. Weismann. Zur Naturgeschichte der Daphniden. II. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 28. 1877.
O. Kuttner. Marine Cladoceren. Sitz.ber. Gesellsch. Nat. Freunde Berlin. Jahrg. 1911.
[105] L. Jurine. Histoire des Monocles. Genève 1820.
A. Weismann, zit. in [104].
W. Lilljeborg. Cladocera Sueciae. Nova Acta R. Soc. Scient. Upsal. 3. ser. vol. 19. 1890.
M. Wolff. Ephippium von Daphnia pulex. Biol. Ctrbl. Bd. 24. 1904.
A. Zwack. Der feinere Bau und die Bildung des Ephippiums von Daphnia hyalina. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 79. 1905.
[106] G. W. Müller. Ostracoden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 21. 1894.
[107] R. Buchholz. Zur Kenntnis der innerhalb der Ascidien lebenden parasitischen Crustaceen des Mittelmeeres. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 19. 1869.
L. Kerschner. Über zwei neue Notodelphyiden. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 41. 1879.
W. Giesbrecht. Zur Kenntnis einiger Notodelphyiden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 3. 1882.
E. Canu. Les Copépodes du Boulonnais. Trav. Labor. Zool. de Wimereux. tome 6. 1892.
[108] A. Kowalevsky et A.-F. Marion, zit. in [44].
G. von Koch. Gorgoniden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 15. 1887.

H. de Lacaze-Duthiers. Coralliaires du Golfe du Lion. Alcyonaires. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 8. 1900.
O. Carlgren, zit. in [94].
[109] Mortensen. Über eine sessile Ctenophore, Tjalfiella. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 22. Vers. 1912
[110] Th. Studer. Die Seesterne Süd-Georgiens. Jahrb. wiss. Anst. Hamburg. Bd. 2. 1885.
[111] O. Seeliger. Tunicata. I. Appendicularien und Ascidien. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1893—1911.
W. A. Herdman. Tunicata. Rep. Chall. Exp. Zool. vol. 14. 1886.
F. W. Bancroft. Ovogenesis in Distaplia. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. vol. 35. 1899.
R. Hartmeyer. Die Ascidien der Arktis. Fauna Arctica. Bd. 3. 1904.
W. Michaelsen. Tunicaten. Ergebn. Hamb. Magalh. Sammelreise. Bd. 1. 1907.
M. Caullery. Les synascidies du genre Colella. Bull. Scient. France et Belg. tome 42. 1909.
R. Hartmeyer. Die Ascidien der Deutschen Südpolar-Expedition. Deutsche Südpolar-Exped. Bd. 12. 1911.
[112] W. Schroot. Geophagus brasiliensis und G. gymnogenys. Natur und Haus. Bd. 10. 1902.
[113] H. von Ihering. Brutpflege und Entwicklung des Bagre (Arius commersonii.) Biol. Ctrbl. Bd. 8. 1889.
G. A. Boulenger. Galeichthys feliceps. Proc. Zool. Soc. London for 1891.
N. Abraham. Breeding-habits of Chromis philander. Ann. Mag. Nat. Hist. 7. ser. vol. 8. 1901.
O. Boettger. Das Maul als Bruttasche bei manchen Fischen. Zool. Garten. Jahrg. 43. 1902. (Nach G. A. Boulenger in The Field, vol. 99. London 1902.)
B. W. Evermann and E. L. Goldsborough. Fishes collected in Mexico and Central America. Bull. U. St. Fish Comm. vol. 21, for 1901. Washington 1902.
J. Pellegrin. Étude anatomique, biologique et taxinomique des poissons de la famille des Cichlidés. Mém. Soc. Zool. France. tome 16. 1903.
L. Vaillant. Incubation buccobranchiale observée sur un Cheilodiptère Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. tome 9. 1903.
J. Pellegrin. Incubation buccale chez le Tilapia galilaea. Compte Rendu 6. Congr. Internat. Zool. 1904.
— Incubation buccale chez l'Arius fissus. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 145. 1907.
Ch. L. Boulenger. Breeding habits of a Cichlid fish (Tilapia nilotica). Proc. Zool. Soc. London for 1908. pt. 1.
A. Willey. Fresh-water fisheries of Ceylon. Spolia Zeylanica (Colombo Mus). vol. 7. 1911.
E. W. Gudger. Oral gestation in Felichthys felis. Science. (2). vol. 35. 1912.
[114] C. H. Eigenmann. The Amblyopsidae, the blind fishes of America. Rep. 67. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sci. 1897.
[115] J. W. Spengel. Die Fortpflanzung des Rhinoderma darwinii. (Referat nach dem Spanischen des Jimenez de la Espada, 1872.) Ztschr. wiss. Zool. Bd. 29. 1877.
G. B. Howes. Gular brood-pouch of Rhinoderma darwini. Proc. Zool. Soc. London for 1888.
O. Bürger. Die Brutpflege von Rhinoderma darwinii. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 82. 1905.
[116] C. T. Simpson. Synopsis of the Naiades. Proc. U. St. Nation. Mus. vol. 22. 1900.
G. Lefevre and W. C. Curtis. Reproduction and artificial propagation of fresh-water mussels. Bull. Bur. Fish. vol. 30. 1912. (Zum Teil auch in: Journ. exper. Zool. vol. 9. 1910.)
[117] H. E. Ziegler. Entwicklung von Cyclas cornea. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 41. 1885.
E. Poyarkoff. Incubation des embryons etc. chez les Cyclas. Arch. Zool. exp. génér. 5. sér. tome 5. 1910.
H. Schereschewsky. Structur und Bildung der Bruttaschen bei Cyclas cornea. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 98. 1911.
E. Wasserloos. Entwicklung der Kiemen bei Cyclas cornea. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 31. 1911.
[118] B. Hatschek. Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arb. Zool. Inst. Wien. tom. 3. 1881.
J. E. Tenison-Woods. Anatomy and life history of Mollusca peculiar to Australia. Proc. R. Soc. New South Wales. vol. 22. 1889.
Ch. P. Sigerfoos. Natural history etc. of the Teredinidae. Bull. Bur. Fish. vol. 27. 1908.
P. Pelseneer. Lamellibranches. Partie anatomique. Siboga-Expeditie. Monogr. 53a. 1911.
[119] Th. Lyman. Ophiuroidea. Rep. Chall. Exp. Zool. vol. 5. 1882.
Th. Studer. Übersicht über die Ophiuriden S. M. S. Gazelle. Abh. Akad. Wiss. Berlin. 1882.
A. Russo. Embriologia dell'Amphiura squamata. Atti R. Accad. Sc. fis. mat. 2. ser. vol. 5. 1893.
H. Ludwig. Ophiuren der Sammlung Plate. Zool. Jahrb. Suppl. 4. 1898.
[120] C. Chun. Aus den Tiefen des Weltmeers. Jena 1900.
[121] Th. Studer. Geschlechtsdimorphismus bei Echinodermen. Zool. Anz. Jahrg. 3. 1880.
[122] A. Pagenstecher. Untersuchungen über niedere Seethiere aus Cette. VII. Brutpflege von Spirorbis spirillum. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 12. 1863.
E. Claparède. Les Annélides chétopodes du Golfe de Naples. Suppl. Génève et Basel 1870.
E. Elsler. Deckel und Brutpflege bei Spirorbis. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 87. 1907.

[123] G. J. Allman. Structure and development of Myriothela. Philos. Transact. R. Soc. London. vol. 165. 1875.
A. Kühl. Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. I. Ergebn. Fortschr. Zool. Bd. 4. 1913.
[124] H. Prouho. Contribution à l'histoire des Bryozoaires. Arch. Zool. exp. génér. 2. sér. tome 10. 1892.
L. Calvet. Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires ectoproctes marins. Thèse de Paris. Montpellier 1900.

Zu Kapitel 21: Die Verwendung des elterlichen Körpers im Dienste der Brutpflege. II.

[1] O. Carlgren. Die Brutpflege der Aktiniarien. Biol. Ctrbl. Bd. 21. 1901.
A. Giard. La Poicilogonie. Compte-Rendu 6. Congr. Internation. Zool. Berne. 1904.
[2] H. Ludwig. Brutpflege bei Echinodermen. Zool. Jahrb. Suppl. 7. 1904.
[3] R. Hartmeyer. Brutpflege bei arktischen Monascidien. Zool. Anz. Bd. 22. 1899.
H. Östergren. Brutpflege der Echinodermen in den südpolaren Küstengebieten. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 101. 1912.
[4] H. Östergren, zit. in [3].
[5] H. Friese. Biologie der solitären Blumenwespen. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 5. 1891.
[6] A. Braue. Die Pollensammelapparate der beinsammelnden Bienen. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 50. 1913.
[7] H. Strohmeyer. Die biolog. Bedeutung sekund. Geschlechtscharaktere am Kopfe weiblicher Platypodiden. Entomol. Blätter. Jahrg. 7. 1911.
[8] J. W. Neergard. Vergl. Anatomie und Physiologie der Verdauungswerkzeuge der Säugethiere und Vögel. Berlin 1806.
C. Hasse. Über den Oesophagus der Tauben usw. Ztschr. ration. Medicin. 3. Reihe. Bd. 23. 1865.
M. Teichmann. Der Kropf der Taube. Arch. mikr. Anat. Bd. 34. 1889.
H. Gadow. Vögel. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1891.
A. Arcangeli. Ricerche istologiche sopra il gozzo del colombo. Monitore Zool. Ital. vol. 15. 1904.
[9] Brehms Tierleben. 4. Aufl. Vögel. Bd. 1. Leipzig und Wien 1911.
[10] Vergl. dazu besonders die neueren Ausführungen bei:
E. Bresslau. Die Entwicklung des Mammarapparates der Monotremen usw. I. III. Denkschr. med.nat.wiss. Gesellsch. Jena. Bd. 7. 1912.
[11] C. Gegenbaur. Zur Kenntnis der Mammarorgane der Monotremen. Leipzig 1886.
R. Semon. Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen. Denkschr. med.-nat.wiss. Gesellsch. Jena. Bd. 5. 1894.
H. Klaatsch. Studien zur Geschichte der Mammarorgane. I. Denkschr. med.-nat.wiss. Gesellschaft Jena. Bd. 5. 1895.
V. Sixta. Wie junge Ornithorhynchi die Milch ihrer Mutter saugen. Zool. Anz. Bd. 22. 1899.
E. Bresslau. Die Entwicklung des Mammarapparates der Monotremen usw. II. Denkschr. med.-nat.wiss. Gesellsch. Jena. Bd. 7. 1912.
[12] Vergl. zum Folgenden wiederum vor allem die Arbeiten von E. Bresslau, zit. in [10] und [11].
[13] N. von Miklucho-Maclay. Anthropologische Notizen usw. Ztschr. Ethnol. Bd. 10. 1878.
R. Neuhauss. Deutsch-Neuguinea. Berlin 1911.
Th. Koch-Grünberg. Indianertypen aus dem Amazonasgebiet. Berlin 1907.
[14] C. Gegenbaur. Zur genaueren Kenntnis der Zitzen der Säugethiere. Morph. Jahrb. Bd. 1. 1876.
G. Rein. Embryonale Entwicklungsgeschichte der Milchdrüse. Arch. mikr. Anat. Bd. 20. 21. 1882.
H. Klaatsch. Zur Morphologie der Säugetierzitzen. Morph. Jahrb. Bd. 9. 1884.
W. Ellenberger und H. Baum. Handbuch der vergl. Anatomie der Haustiere. 12. Aufl. 1908.
E. Bresslau III, zit. in [10].
[15] R. Bonnet. Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie. Ergebn. Anat. Entw.gesch. Bd. 2. 7. 1892. 1897.
W. Leche. Mammalia. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1897.
G. Schickele. Morphologie und Entwicklung der normalen und überzähligen Milchdrüsen. Zeitschr. Morph. Anthropol. Bd. 1. 1899.
M. Weber. Die Säugetiere. Jena 1904.
W. Ellenberger und H. Baum, zit. in [11].
E. Bresslau. Der Mammarapparat. Ergebn. Anat. Entw.gesch. Bd. 19. 1909.
[16] O. Schultze. Entwicklungsgeschichte der Milchdrüsen. Verh. Phys.-Med. Gesellsch. Würzburg. N. F. Bd. 26. 1893.
H. Schmitt. Über die Entwicklung der Milchdrüse und die Hyperthelie menschlicher Embryonen. Morphol. Arbeiten (Schwalbe). Bd. 8. 1898.
O. Proff. Ontogenie und Phylogenie der Mammarorgane. Anat. Hefte. I. Abt. Bd. 11. 1899.

B. Henneberg. Erste Entwicklung der Mammarorgane bei der Ratte. Anat. Hefte. I. Abt. Bd. 13. 1900.
Brouha. Les diverses phases du développement et de l'activité de la mamelle. Arch. de Biol. tome 21. 1904.
E. Bresslau III, zit. in [10].
[17] G. Burckhard. Über embryonale Hypermastie und Hyperthelie. Anat. Hefte. I. Abt. Bd. 8. 1897.
H. Schmidt. Über normale Hyperthelie menschlicher Embryonen etc. Morphol. Arbeiten (Schwalbe). Bd. 7. 1897.
[18] K. Sell. Über Hyperthelie, Hypermastie und Gynäkomastie. Ber. Nat.forsch. Gesellsch. Freiburg. Bd. 9. 1895.
R. Bonnet, zit. in [15].
B. Henneberg, zit. in [16].
F. E. Beddard. Exhibition of a skin of a female monkey etc. Proc. Zool. Soc. London for 1901. pt. I.
W. Ellenberger und H. Baum, zit. in [14].
E. Bresslau, zit. in [15].
E. Bresslau III, zit. in [10].
[19] Ich zitiere eine Anzahl der wichtigeren Abhandlungen:
Leichtenstern. Vorkommen und Bedeutung supernumerärer Brüste und Brustwarzen. Arch. path. Anat., Physiol., klin. Medic. (Virchow). Bd. 73. 1878.
F. L. Neugebauer. Polymastie mit 10 Brustwarzen. Ctrbl. Gynaek. Jahrg. 10. 1886.
D. Hansemann. Über Polymastie. Ztschr. Ethnol. Bd. 21. 1889.
W. R. Williams. Polymastism etc. Journ. of Anat. Physiology. vol. 25. 1891.
C. Hennig. Über menschliche Polymastie u. über Uterus bicornis. Arch. Anthropol. Bd. 19. 1891.
R. Bonnet, zit. in [15].
K. Sell, zit. in [18].
P. J. Stoyanow. La Polymastie et la Polythélie chez l'homme. L'Anthropologie. tome 10. 1899.
T. Iwai. La polymastie au Japon. Arch. Méd. exp. et Anat. pathol. 1. sér. tome 16. 1904.
— A statistical study of the polymastia of the Japanese. The Lancet. 85, vol. II. 1907.
J. Hug. Sitz und Vorkommen überzähliger Brustdrüsen und Brustwarzen beim Weibe. Dissert. Straßburg 1908.
[20] M. Meurer. Die Mammae der Artemis Ephesia. Mitteil. Kais. Deutsch. Archäol. Institut. Röm. Abt. Bd. 29. 1914.
[21] A. Eckert. Zur Kenntnis der Schenkelmammae. Ber. Nat.forsch. Gesellsch. Freiburg. Bd. 10. 1898.
[22] Bell. Development by selection of supernumerary mammae in sheep. Science. N. S. vol. 9. 1899.
[23] W. Leche. Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. II. Phylogenie. Zoologica. Heft 49. 1907.
[24] J. Sobotta. Atlas der deskriptiven Anatomie des Menschen. III. Abt. München 1907.
[25] A. Treichel. Wochenbettlose Laktation bei weiblichen Ziegen. Ztschr. Ethnol. Bd. 20. 1888.
[26] R. Loisel. Relations entre les phénomènes du rut, de la lactation etc. chez une chienne. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. tome 60. 1906.
[27] C. Hennig, zit. in [19].
[28] E. Unger. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Milchdrüse. Anat. Hefte. I. Abt. Bd. 10. 1898.
Brouha, zit. in [16].
E. Bresslau, zit. in [15].
M. Pfaundler. Physiologie der Laktation. In: Handbuch der Milchkunde von P. Sommerfeld. Wiesbaden 1909.
J. Sobotta. Atlas und Lehrbuch der Histologie und mikroskopischen Anatomie des Menschen. München 1911.
[29] M. Weber. Studien über Säugetiere. Jena 1886.
[30] J. P. Hill. Foetal membranes, placentation and parturition of Dasyurus viverrinus. Anat. Anz. Bd. 18. 1900.
V. Ducceschi. Il latte dei Marsupiali. Arch. di Fisiologia. vol. 5. 1908.
E. Bresslau III, zit. in [10].
[31] L. A. Moltschanov. Ein Beitrag zur Biologie der Clepsinen. Zool. Anz. Bd. 38. 1911.
[32] A. Russo. Embriologia dell'Amphiura squamata. Atti Accad. Sc. fis. mat. 2. ser. vol. 5. 1893.
[33] A. Weismann. Zur Naturgeschichte der Daphniden. III. Ztschr. wiss. Zol. Bd. 28. 1877.
[34] G. Lefevre and W. C. Curtis. Reproduction and artificial propagation of fresh-water mussels. Bull. Bur. Fish. vol. 30. 1912.
[35] H. Scherbschewsky. Structur und Bildung der Bruttaschen bei Cyclas cornea. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 98. 1911.
E. Wasserloos. Die Entwicklung der Kiemen bei Cyclas cornea. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 31. 1911.

[36] L. Döderlein. Die Echinodermen. Zool. Ergebn. Untersuch. Bäreninsel u. Westspitzbergen. Wiss. Meeresuntersuch. N. F. Bd. 4. Abt. Helgoland. Heft 2. 1900.
[37] L. Huet. Nouvelles recherches sur les Crustacés Isopodes. Journ. Anat. Physiol. Année 19. 1883.
H. Friedrich. Geschlechtsverhältnisse der Oniscidien. Ztschr. Naturwiss. (Halle). Bd. 56. 1883.
B. Němec. Studie o Isopodech. II. Sitz.ber. Böhm. Gesellsch. Wissensch. Math.-nat. Kl. Jahrg. 1896.
[38] E. Ehlers. Zur Zenntnis der Pedicellinen. Abh. Gesellsch. Wiss. Göttingen. Bd. 36. 1890.
H. Prouho. Étude sur le Loxosoma annelidicola. Arch. Zool. exp. génér. 2. sér. tome 9. 1891.
W. S. Nickerson. On Loxosoma Davenporti. Journ. of Morph. vol. 17. 1901.
[39] J. Wyman. Unusual modes of gestation. Americ. Journ. Sci. Arts. 2. ser. vol. 27. 1859.
[40] A. von Klinckowström. Zur Anatomie der Pipa americana. I. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 7. 1894.
[41] O. Bürger. Die Brutpflege von Rhinoderma darwinii. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 82. 1905.
[42] A. Huot. Recherches sur les poissons lophobranches. Ann. Scienc. Natur. Zool. 8. sér. tome 14. 1902.
L. Cohn. Bruttasche von Syngnathus typhle. Anat. Anz. Bd. 24. 1904.
M. Petersen. Brutpflege der Lophobranchier. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 24. 1907.
R. Kolster. Die Embryotrophe bei den Lophobranchiern. Anat. Hefte. I. Abt. 1907.
[43] H. J. Hansen. Propagation, structure, and classification of the Sphaeromidae. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 49. 1906.
[44] L. C. Miall and A. Denny. The structure and life-history of the cockroach. London 1886.
[45] F. Spangenberg. Branchipus stagnalis. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 25. Suppl. 1875.
A. S. Packard jun. A monograph of the Phyllopod Crustacea of North America. 12. Annual Rep. U. St. Geol. Survey 1883.
C. Claus. Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arb. Zool. Inst. Wien. tom. 6. 1886.
A. Brauer. Über das Ei von Branchipus Grubii. Abh. Akad. Wiss. Berlin. Aus dem Jahre 1892.
[46] G. Neumann. Tunicata. III. Thaliacea. 1. Die Pyrosomen. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1909—1912.
[47] Yves Delage et E. Hérouard. Traité de Zoologie concrète. tome 8. Les Procordés. Paris 1898.
[48] J. E. S. Moore. The Molluscs of the Great African Lakes. III. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 42. 1899.
[49] N. Holmgren. Über vivipare Insekten. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 19. 1904.
[50] C. V. Riley. Further notes on Panchlora. Insect life. vol. 4. Washington 1892.
E. Bordage. Notes biologiques recueillies à l'île de la Réunion. Bull. Scient. France et Belg. tome 47. 1913.
[51] C. Th. von Siebold. Über die weiblichen Geschlechtsorgane der Tachinen. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 4. Bd. I. 1838.
L. Dufour. Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères. Mém. Acad. Scienc. Paris. Sc. math. phys. vol. 11. 1851.
N. Holmgren, zit. in [49].
[52] E. A. Minchin. Anatomy of the Tsetse-fly. Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. vol. 76. 1905.
F. Stuhlmann. Beiträge zur Kenntnis der Tsetsefliege. Arb. Kais. Gesundheitsamt Berlin. Bd. 26. 1907.
E. Roubaud. La Glossina palpalis; sa biologie, son rôle dans l'étiologie des Trypanosomiases. Thèse de Paris. 1909.
[53] H. S. Pratt. Anatomy of the female genital tract of the Pupipara. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 66. 1899.
N. Holmgren, zit. in [49].
[54] H. Ludwig. Holothurien. Hamburger Magalh. Sammelreise 1898.
[55] Th. H. Montgomery. Family Floscullariidae. Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia. vol. 55. 1903.
[56] E. Baudelot. Appareil générateur des Mollusques Gastéropodes. Ann. Scienc. Natur. Zool. 4. sér. tome 19. 1863.
R. von Erlanger. Zur Entwicklung von Paludina vivipara. II. Morph. Jahrb. Bd. 17. 1891.
C. Tönniges. Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 61. 1896.
[57] J. E. S. Moore. The Molluscs of the Great African Lakes. II. IV. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 41. 1899.
[58] V. Willem. Prosobranches aériens et Pulmoné aquatique. Bull. Acad. Roy. Belg. 3. sér. tome 29. 1895.
P. Pelseneer. Recherches sur l'embryologie des Gastropodes. Mém. Acad. Roy. Belg. 2. sér. tome 3. 1911
[59] C. Viguier. Viviparité de l'Helix studeriana. Arch. Zool. exp. génér. tome 8. 1879/80.
[60] C. M. Steenberg. Anatomie des Clausilies danoises. I. Mindeskrift J. Steentrup. Kjobenhavn 1914.
[61] L. Dufour. Histoire anatomique et physiologique des Scorpions. Mém. Acad. Scienc. Inst. France. Scienc. math. phys. tome 14. 1856.

[62] R. Heymons. Biolog. Beobachtungen an asiatischen Solifugen. Anhang Abh. Akad. Wiss. Berlin 1901.
[63] E. A. Brucker. Monographie de Pediculoides ventricosus. Bull. Scient. France et Belg. tome 35. 1901.
E. Reuter, Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden. Acta Soc. Scient. Fenn. tom. 36. 1909.
[64] W. E. Ritter. Structure and development of a new family of so-called Social Ascidians. Science N. S. vol. 5. 1897.
[65] T. J. Parker. Gravid uterus of Mustelus antarcticus. Transact. Proc. New Zealand Instit. vol. 15. 1882.
— Foetal membranes of Mustelus antarcticus. Transact. Proc. New Zealand Instit. vol. 22. 1889.
C. Mehrdorf. Beiträge zur Kenntnis usw. der embryonalen Anhangsgebilde bei den lebendig gebärenden Haifischen. Dissert. Rostock 1890.
A. Alcock. Gestation of some sharks and rays. Journ. Asiat. Soc. Bengal. vol. 59. 1891.
— On utero-gestation in Trygon bleekeri. Ann. Mag. Nat. Hist. 6. ser. vol. 9. 1892.
J. Wood-Mason and A. Alcock. Gestation of indian rays. Proc. Roy. Soc. London. vol. 50. 1892.
H. C. Redeke. Onderzoekingen betr. het urogenitaalsystem der Selachiers en Holocephalen. Dissert. Amsterdam 1898.
H. Braus. Zur Entwicklungsgeschichte niederer Haie. Sitz.ber. Akad. Wiss. Berlin. Jahrg. 1906. 2. Halbband.
V. Widakowich. Uterus von Squalus acanthias. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 88. 1907.
L. Blaizot. L'évolution de l'uterus d'Acanthias vulgaris. Mém. Soc. Zool. France. tome 21. 1909.
[66] F. Doflein. Ostasienfahrt. Leipzig/Berlin 1906.
[67] W. Peters. Über die Entwicklung der Caecilien usw. Monatsber. Akad. Wiss. Berlin. Aus dem Jahre 1874.
R. Greeff. Über Siphonops thomensis. Sitz.ber. Gesellsch. Beförd. ges. Nat.wiss. Marburg. Jahrg. 1884.
[68] P. Kammerer. Experimente über Fortpflanzung usw. bei Proteus anguineus. Arch. Entw.mech. Bd. 33. 1912.
H. Stieve. Anatomische Untersuchungen über die Fortpflanzung des Grottenolms. Anat. Hefte. Bd. 56. 1918.
[69] G. Tornier. Pseudophryne vivipara, ein lebendig gebärender Frosch. Sitz.ber. Akad. Wiss. Berlin. Jahrg. 1905.
P. Krefft. Über einen lebendig gebärenden Froschlurch Deutsch-Ostafrikas. Zool. Anz. Bd. 37. 1911.
[70] R. Rollinat. Observations sur la tendance vers l'ovoviviparité chez quelques Sauriens etc. Mém. Soc. Zool. France. tome 17. 1904.
F. Werner. Die Lurche und Kriechtiere. 2. Bd. In Brehms Tierleben. 4. Aufl. Leipzig/Wien 1915
[71] A. Voeltzkow. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von Crocodilus madagascariensis. Abh. Senckenberg. Nat.forsch. Gesellsch. Bd. 26. 1902.
A. M. Reese. Breeding habits of the Florida Alligator. Smithson. Miscell. Coll. vol. 48. 1907.
[72] W. R. Coe. Terrestrial Nemertean of Bermuda. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. vol. 31. 1904.
[73] A. Conte. Conditions de ponte des Nématodes. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris 1900.
[74] C. Claus, zit. in [45].
[75] N. Cholodkovsky. Lebenscyklus der Chermes-Arten. Biol. Ctrbl. Bd. 20. 1900.
[76] B. Th. Lowne. The anatomy, physiology, morphology and development of the Blow-Fly. vol. 2 London 1893—95.
[77] A. Brauer. Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Gymnophionen. I. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 10. 1897.
[78] P. Kammerer. Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. I. II. Arch. Entw.mech. Bd. 25. 1908.
[79] Ch. H. T. Townsend. A record of results from rearings and dissections of Tachinidae. U. S. Departm. Agricult. Techn. Ser. Nr. 12. pt. 6. 1908.
[80] C. R. Osten Sacken. On Mr. Portchinskis publications on the larvae of Muscidae. Berl. Entom. Ztschr. Bd. 31. 1887.
E. Roubaud. Biologie et viviparité poecilogonique de la mouche des bestiaux (Musca corvina). Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 152. 1911.
[81] A. Giard. La Poecilogonie. Compte-Rendu VI. Congr. Internat. Zool. Berne. 1914.
[82] V. Willem, zit. in [58].
P. Pelseneer, zit. in [58].
[83] G. Ch. Champion and Th. A. Chapman. On some species of Orina, a genus of viviparous and ovo-viviparous beetles. Transact. Entom. Soc. London 1901.
[84] E. Roubaud, zit. in [52].
[85] C. Th. von Siebold, zit. in [51].
Ch. H. T. Townsend, zit. in [79].

[86] E. Wasmann. Termitoxenia etc. I. II. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 67, 70. 1900, 1901.
[87] W. Haacke. Über eine neue Art uterinaler Brutpflege bei Reptilien. Zool. Anz. Jahrg. 8. 1885.
[88] E. Giacomini. Sulla maniera di gestazione e sugli annessi embrionali del Gongylus ocellatus. Mem. Accad. Sc. Istit. Bologna. 6. ser. tom. 3. 1906.
[89] A. Willey. Viviparity of Cophotis ceylanica. Spolia Zeylanica (Colombo Mus.). vol. 3. 1906.
[90] E. Giacomini. Sviluppo del Seps chalcides. Monit. Zool. Ital. anno 2. 1891.
[91] P. Kammerer. Vererbung künstlicher Zeugungs- und Farbenveränderungen. Die Umschau. Jahrg. 15. 1911.
[92] F. Leydig. Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
[93] W. R. Coe and B. W. Kunkel. Female urogenital organs of the limbless Lizard Anniella. Anat. Anz. Bd. 26. 1905.
[94] Hinsichtlich der allgemein bekannten und oft dargestellten Tatsachen verweise ich für die Einzelheiten auf: M. Weber. Die Säugetiere. Jena 1904.
[95] H. A. Robin. Recherches anatomiques sur les Mammmifères de l'ordre des Chiroptères. Ann. Scienc. Natur. Zool. 6. sér. tome 12. 1881.
[96] E. Bumm. Grundriß zum Studium der Geburtshilfe. 10. Aufl. Wiesbaden 1914.
[97] A. J. P. v. d. Broek. Über Geschlechtsunterschiede im Becken bei Primaten. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. Jahrg. 1911.
[98] C. Gegenbaur. Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig.
S. Weissenberg. Das Wachstum der Hüftbreite nach Alter und Geschlecht. Monatsschr. Geb.hilfe u. Gynäkol. Bd. 29. 1909.
J. Kollmann. Plastische Anatomie des menschlichen Körpers. 3. Aufl. Leipzig 1910.
C. J. Bucura. Geschlechtsunterschiede beim Menschen. Wien und Leipzig 1913.
[99] J. A. Allen. History of North American Pinnipeds. Washington 1880.
[100] O. Bürger. Nemertini. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1897—1907.
W. R. Coe, zit. in [72].
G. du Plessis. Hermaphroditisme du Prosorochmus claparedi. Rev. Suisse Zool. tome 18. 1910.
[101] L. Plate. Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zool. Jahrb. Suppl. 5. (Fauna Chil. II.) 1901.
[102] J. F. Gemmill. Hermaphroditism in the Limpet (Patella). Anat. Anz. Bd. 12. 1896.
[103] E. Witlaczil. Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 40. 1884.
N. Holmgren, zit. in [49].
[104] J. Krassilstschick. Zur Entwicklungsgeschichte der Phytophthires. Zool. Anz. Jahrg. 16. 1894.
N. Holmgren, zit. in [49].
[105] R. Heymons. Genitalapparat und Entwicklung von Hemimerus talpoides. Zool. Jahrb. Suppl. 15. (Festschr. Spengel II.) 1912.
[106] G. Ch. Champion and Th. A. Chapman, zit. in [83].
N. Holmgren, zit. in [49].
[107] J. C. Schiödte. Corotoca og Spirachtha. Danske Vid. Selsk. Skr. 5. R. Bd. 4. Nat. Afd. 1856.
[108] C. Bernhard. Über die vivipare Ephemeride Chlocon dipterum. Biol. Ctrbl. Bd. 27. 1907.
[109] F. Stuhlmann. Zur Kenntnis des Ovariums der Aalmutter. Abh. Gebiete Naturwiss. Bd. 10. Hamburg 1887.
R. Kolster. Über die Embryotrophe speziell bei Zoarces viviparus. Festschr. Palmén. Bd. 1. 1905.
[110] H. H. Lane. Ovarian structures of the viviparous blind fishes. Biol. Bull. vol. 6. 1903.
[111] A. Alcock. On a viviparous bathybial fish from the Bay of Bengal. Proc. Zool. Soc. London for 1891.
[112] Duvernoy. Développement de la Poecilie de Surinam. Ann. Scienc. Natur. Zool. 3. sér. tome 1. 1844.
H. von Jhering. Zur Kenntnis der Gattung Girardinus. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 38. 1883.
S. Garman. The Cyprinodonts. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. vol. 19. 1895.
N. Zolotnisky. Moeurs du Girardinus. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 9. 1901. Notes.
E. Philippi. Viviparität bei einem Teleostier. Sitz.ber Gesellsch. Nat.forsch. Freunde Berlin. Jahrg. 1906.
Fortpflanzungsgeschichte der viviparen Teleosteer Glaridichthys. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 27. 1909.
[113] J. A. Ryder. Development of viviparous osseous fishes. Proc. U. St. Nation. Mus. vol. 8. 1885.
C. H. Eigenmann. Development of Micrometrus. Americ. Natural. vol. 23. 1889.
Viviparous fishes of the pacific coast of North America. Bull. U. St. Fish Commiss. vol. 12, for 1892. 1894.
[114] C. H. Eigenmann (1894), zit. in [113].
[115] B. Dybowski. Über Comephorus baicalensis. Verh. Zool. botan. Gesellsch. Wien. Bd. 23. 1873.
N. von Zograf. System. Stellung und Lebensweise des Comephorus baicalensis. Verh. V. Int.nat. Zool. Congr. Berlin. 1901.
A. Korotneff. Die Comephoriden des Baical-Sees. Wiss. Ergebn. Zool. Exp. Baikal-See. Lief. 2. Kiew und Berlin 1905.

[116] F. Blochmann. Entwicklung der Neritina fluviatilis. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 36. 1882.
[117] O. C. Glaser. Kannibalismus bei Fasciolaria tulipa. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 80. 1906.
[118] C. von Schreibers. Über die spezifische Verschiedenheit des gefleckten und des schwarzen Erd-Salamanders usw. Isis. Jahrg. 1833.
J. J. Czermak. Anatomie und Physiologie des schwarzen Salamanders. Med. Jahrb. österr. Staates. Bd. 45. 1843.
R. Wiedersheim. Entwicklungsgeschichte von Salamandra atra. Arch. mikr. Anat. Bd. 36. 1890.
G. Schwalbe. Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Salamandra atra und maculosa. Ztschr. f. Biol. N. F. Bd. 16. 1896.
P. Kammerer. Verwandtschaftsverhältnisse von Salamandra atra und maculosa. Arch. Entw.-mech. Bd. 17. 1904.
— (1908), zit. in [78].
H. Hirzel. Intrauterine Entwicklung von Salamandra atra. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 45. 1909.
H. Wunderer. Biologie und Entwicklungsgeschichte des Alpensalamanders. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 28. 1910.
[119] P. Kammerer. Experimente über Fortpflanzung usw. bei Proteus anguineus. Arch. Entw.mech. Bd. 33. 1912.
[120] G. Swenander. Ernährung des Embryos der Lamna cornubica. Zool. Stud. gewidmet T. Tullberg. Uppsala 1907.
[121] J. Wood-Mason and A. Alcock. Uterine villiform papillae of Pteroplataea micrura. Proc. Roy. Soc. London. vol. 49. 1891.
— (1892) zit. in [65].
A. Alcock (1892), zit. in [65].
— Embryonic history of Pteroplataea micrura. Ann. Mag. Nat. Hist. 6. ser. vol. 10. 1892.
A. Brinkmann. Histologie, Histogenese und Bedeutung der Mucosa uteri einiger viviparer Haie und Rochen. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 16. 1903/04.
V. Widakowich, zit. in [65].
L. Blaizot, zit. in [65].
[122] E. Selenka. Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. 4. Heft. Wiesbaden 1886.
[123] R. Bonnet. Über Embryotrophe. Deutsche Medic. Wochenschr. 1899.
R. Kolster. Die Embryotrophe placentarer Säuger. Anat. Hefte. I. Abt. Bd. 18. 1902.
— Embryotrophe bei Indeciduaten. Ebenda. Bd. 20. 1903.
— Zusammensetzung der Embryotrophe der Wirbeltiere. Ergebn. Anat. Entw.gesch. Bd. 16. 1906.
O. Grosser. Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Eihäute und der Placenta. Wien und Leipzig 1909.
[124] S. Garman, zit. in [112].
[125] C. H. Eigenmann, zit. in [113].
[126] R. A. Philippi. Neue Seesterne aus Chile. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 37. Bd. I. 1870.
E. Perrier. Echinodermes. Miss. Scient. Cap Horn. tome 6. Zool. Paris 1891.
H. Ludwig. Brutpflege bei Echinodermen. Zool. Jahrb. Suppl. VII. 1904.
R. Köhler. Stellérides, Ophiures et Échinides. Expéd. Antarct. Franc. Paris. 1906.
[127] H. L. Clark. Holothurians of the Pacific coast of North America. Zool. Anz. Bd. 24. 1901.
[128] R. Wiedersheim. Brutpflege bei niederen Wirbelthieren. Biol. Ctrbl. Bd. 20. 1900.
[129] D. F. Weinland. Über den Beutelfrosch. Müllers Arch. Anat. Physiol. Jahrg. 1854.
G. Brandes und W. Schoenichen. Die Brutpflege der schwanzlosen Batrachier. Abh. Nat.-forsch. Gesellsch. Halle. Bd. 22. 1901.
[130] G. Schwalbe, zit. in [118].
[131] O. Bürger. Die Brutpflege von Rhinoderma darwinii. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 82. 1905.
[132] Johannes Müller. Über den glatten Hai des Aristoteles usw. Abh. Akad. Wiss. Berlin. Aus dem Jahre 1840. 1842.
F. Leydig. Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
C. Mehrdorf, zit. in [65].
A. Alcock, zit. in [65].
[133] H. Caldwell. Arrangement of the embryonic membranes in marsupial animals. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 24. 1884.
J. P. Hill. Placentation of Perameles. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 40. 1898.
— (1900), zit. in [30].
H. Strahl, zit. in [134].
[131] Die Placentation der Säugetiere stellt ein so vielfach und gründlich behandeltes Gebiet dar, daß ich mich hier wohl mit einer kurzen präzisen Charakterisierung der grundlegenden morphologischen und physiologischen Tatsachen begnügen darf. Als wichtigste sehr eingehende neuere Darstellungen zitiere ich:

H. Strahl. Die Embryonalhüllen der Säuger und die Placenta. In: Oscar Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. I. Teil 2. Jena 1902.
O. Grosser. Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Eihäute und der Placenta. Wien und Leipzig 1909.
135 R. Hesse und F. Doflein. Tierbau und Tierleben. Bd 2 (von F. Doflein). Leipzig/Berlin 1914.
136 J. Beard. The span of gestation and the cause of birth. Jena 1897.
137 J. Kennel. Entwicklungsgeschichte von Peripatus edwardsii und P. torquatus. Arb. Zool.-zootom. Inst. Würzburg. Bd. 7. 1885.
W. L. Sclater. Early stages of the development of a South American species of Peripatus. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 28. 1888.
A. Willey. Anatomy and development of Peripatus novae-britanniae. Zool. Results A. Willey. pt. 1. Cambridge 1898.
E.-L. Bouvier. Organisation, développement etc. du Peripatopsis blainvillei. Zool. Jahrb. Suppl. 5. (Fauna Chil. II.) 1902.
— Les oeufs des Onychophores. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. 4. sér. tome 6. 1904.
138 Ch. Julin. Recherches sur la phylogénèse des Tuniciers. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 16. 1904.
139 W. Salensky. Über die Tätigkeit der Kalymmocyten bei der Entwicklung einiger Synasciden. Festschr. 70. Geburtstag Leuckarts. Leipzig 1892.
140 Die hier gegebene Darstellung der fast in jedem einzelnen Punkt lebhaft umstrittenen Placentabildung der Salpen beruht vor allem auf folgenden Quellen:
W. K. Brooks. The genus Salpa. Mem. Biol. Labor. J. Hopk. Univ. II. 1893.
Y. Delage et E. Hérouard. Traité de Zoologie concrète. tome 8. Les Procordés. Paris 1898.
C. Saint-Hilaire. Placenta der Salpa democratica-mucronata. Arch. mikr. Anat. Bd. 79. 1912.
141 H. F. Bruchlos. Beiträge zur Stoloentwicklung der Salpen. Dissert. Leipzig 1910.
142 F. Braem. Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers. Bibl. Zoologica. Heft 6. 1890.
C. B. Davenport. Budding in Paludicella and some other Bryozoa. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. 22. 1891.
F. Braem. Die geschlechtliche Entwicklung von Plumatella fungosa. Zoologica. Heft 23. 1897.
Y. Delage et E. Hérouard. Traité de Zoologie concrète. tome 5. Les Vermidiens. Paris 1897.
F. Braem. Die geschlechtliche Entwicklung von Fredericella sultana. Zoologica. Heft 52. 1908.
143 W. Salensky. Entwicklungsgeschichte der Synascidien. 1. Diplosoma Listeri. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 11. 1895.
O. Seeliger. Tunicata. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1893—1911.
144 H. Prouho. Contribution à l'histoire des Bryozoaires. Arch. Zool. exp. génér. 2. sér. tome 10. 1892.
145 H. Ludwig. Über eine lebendig gebärende Synaptide. Arch. de Biol. vol. 2. 1881.
H. L. Clark. Synapta vivipara. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. vol. 5. 1898.
— Holothurians of the Pacific coast of North America. Zool. Anz. Bd. 24. 1901.
— Development of an apodous Holothurian (Chiridota rotifera). Journ. exper. Zool. vol. 9. 1910.
146 L. Plate. Über die Rotatorienfauna des bottnischen Meerbusens usw. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 49. 1890.
147 E. O. Schmidt. Die rhabdocoelen Strudelwürmer des süßen Wassers. Jena 1848.
E. Sekera. Viviparität der Sommertiere bei den Eumesostominen. Zool. Anz. Bd. 28. 1905.
P. Hallez. Biologie, organisation etc. d'un rhabdocoele parasite (Paravortex cardii). Arch. Zool. exp. génér. 4. sér. tome 9. 1909.
148 R. E. Claparède. Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere. Leipzig 1863.
W. R. Coe. Anatomy and development of the terrestrial Nemertean of Bermuda. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. vol. 31. 1904.
149 F. S. Monticelli. Raphidrilus nemasoma, nuovo Ctenodrilide del Golfo die Napoli. Archivio Zool. vol. 4. 1910.
150 M. Caullery et F. Mesnil. Formes épitoques et évolution des Cirratuliens. Ann. Univ. Lyon. fasc. 39. 1898.
151 E. S. Goodrich. Observations on Syllis vivipara. Journ. Linn. Soc. London. Zool. vol. 28. 1900.
A. Michel. Sur la Syllis vivipara etc. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 147. 1908.
152 R. Greeff. Über pelagische Anneliden von der Küste der canarischen Inseln. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 32. 1879.
P. C. Mensch. Stolonization in Autolytus varians. Journ. of Morphol. vol. 16. 1900.
153 G. Smith. Metamorphosis and life-history of Gnathia maxillaris. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 16. 1903/04.
154 J. Meisenheimer. Pteropoda. Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped. Bd. 9. 1905.
155 C. Th. von Siebold. Über Strepsiptera. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 9. Bd. I. 1843.
N. Nassonow. Entomologische Untersuchungen. Warschau 1893.
F. Meinert. Contribution à l'histoire naturelle des Strepsiptères. Oversigt Dansk. Vid. Selsk. Forh. 1896.

W. D. Pierce. A monographic revision of the order Strepsiptera. Smiths. Inst. U. St. Nation. Mus. Bull. 66. 1909.

[156] A. Strubell. Bau und Entwicklung des Rübennematoden Heterodera Schachtii. Bibl. Zool. Heft 2. 1888.

[157] Voigt. Über Heterodera radicicola und Schachtii. Verh. Nat. Hist. Ver. pr. Rheinl. u. Westfalens. Jahrg. 47. 1890.

[158] R. Leuckart. Die menschlichen Parasiten. Bd. 2. Leipzig und Heidelberg 1876.
von Linstow. Genus Angiostomum. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 51. Bd. 1. 1885.

[159] E. Maupas. La mue et l'enkystement chez les Nématodes. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 7. 1899.
A. Conte, zit. in [73].

[160] N. Wagner. Beitrag zur Lehre von der Fortpflanzung der Insektenlarven. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 13. 1863.
C. Th. von Siebold. Weitere Erläuterungen über die von Wagner beschriebene Insektenlarve usw. (enthaltend die Übersetzung des Aufsatzes von F. Meinert über Miastor metroloas in Nat. hist. Tidsskr. 1864). Ztschr. wiss. Zool. Bd. 14. 1864.
H. A. Pagenstecher. Die ungeschlechtliche Vermehrung der Fliegenlarven. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 14. 1864.
M. Ganin. Neue Beobachtungen über die Fortpflanzung der viviparen Dipterenlarven. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 15. 1865.
R. Leuckart. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyienlarve. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 31. Bd. 1. 1865.
N. Wagner. Über die viviparen Gallmückenlarven. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 15. 1865.
W. Kahle. Die Paedogenesis der Cecidomyiden. Zoologica. Heft 55. 1908.
F. Springer. Über den Polymorphismus bei den Larven von Miastor metroloas. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 40. 1915.

[161] J. F. Judeich und H. Nitsche. Lehrbuch der mitteleuropäischen Forstinsektenkunde. Bd. 2. Berlin 1895.
R. Newstead. Monograph of the Coccidae of the British Isles. London 1901, 1903.

Zu Kapitel 22: Stufen sexueller Organisationshöhe.

[1] E. A. Goeldi. Stegomyia fasciata. Compt. Rend. VI. Congr. Internat. Zool. Berne. 1904.
C. Wesenberg-Lund. Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten. Fortschr. Nat.wiss. Forsch. Bd. 8. 1913.

[2] A. Strubell. Bau und Entwicklung des Rübennematoden Heterodera Schachtii. Bibl. Zool. Heft 2. 1888.

[3] E. A. Brucker. Monographie de Pediculoides ventricosus. Bull. Scient. France et Belg. tome 35. 1901.
E. Reuter. Morphologie und Ontogenie der Acariden. Acta Soc. Scient. Fenn. tom. 36. 1909

[4] A. von Nordmann. Mikrographische Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere Heft 2. Berlin 1832.
C. Claus. Zur Morphologie der Copepoden. Würzburger Naturwiss. Ztschr. Bd. 1. 1860.
J. J. Sm. Steenstrup og Chr. Fr. Lütken. Bidrag til kundskab om det aabne Havs Snyltekrebs og Lernaeer. Danske Vid. Selsk. Skrift. 5. R. Bd. 5. 1861.
C. Claus. Beobachtungen über Lernaeocera, Peniculus und Lernaea. Schrift. Gesellsch. Beförd. ges. Naturwiss. Marburg. Suppl.heft 2. 1868.
W. Kurz. Familie der Lernaeopodiden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 29. 1877.
C. Heider. Die Gattung Lernanthropus. Arb. Zool. Inst. Wien. tom. 2. 1879.
A. Mrázek. Über Baculus und Penella. Sitz.ber. Böhm. Gesellsch. Wiss. Math.-nat. Kl. Jahrg. 1895. Prag 1896.

[5] C. Claus. Über Lernaeascus nematoxys etc. Arb. Zool. Inst. Wien. tom. 7. 1888.

[6] F. Muir. Two new species of Ascodipteron. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard. Coll. vol. 54. 1912.

[7] E. Ehlers. Die Krätzmilben der Vögel. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 23. 1873.

[8] H. Karsten. Zur Kenntnis des Rhynchoprion penetrans. Bull. Soc. Imp. Natural. Moscou. tome 37. 1864.
O. Taschenberg. Die Flöhe. Halle 1880.
W. Schimkewitsch. Veränderung der Sarcopsylla penetrans unter dem Einfluß des Parasitismus. Zool. Anz. Jahrg. 7. 1884.

[9] F. Wagner. Aphanipterologische Studien. I. Vermipsylla alacurt. Horae Soc. Entomol. Ross. tom. 33. 1889.

[10] K. Escherich. Die Termiten oder weißen Ameisen. Leipzig 1909.
J. Desneux. Fam. Termitidae, in: P. Wytsman. Genera Insectorum. fasc. 25. 1904.

[11] B. Grassi e A. Sandias. Costituzione e sviluppo della Società dei Termitidi. Atti Accad. Gioenia Sc. Natur. Catania. 4. ser. vol. 6 e 7. 1893.

[12] N. Lieberkühn. Beiträge zur Anatomie der Nematoden. Arch. Anat. Physiol. Jahrg. 1855.

[13] R. Leuckart. Neue Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Lebensgeschichte der Nematoden. Abh. Sächs. Gesellsch. Wiss. Math.-phys. Kl. Bd. 13. 1887.
[14] G. Hauser. Geruchsorgan der Insekten. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 34. 1880.
L. Knatz. Entstehung und Ursache der Flügelmängel bei den Weibchen vieler Lepidopteren. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 57. Bd. I. 1891.
F. Nieden. Der sexuelle Dimorphismus der Antennen bei den Lepidopteren. Ztschr. wiss. Insekt.biol. Bd. 3. 1907.
[15] H. de Saussure. Myriapodes et Insectes. Miss. scientif. Mexique Amérique centrale. Recherch. zool. 6. partie. Paris 1870.
[16] E. Reitter. Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. Bd. 3. Stuttgart 1911.
[17] R. Chevrel. Diptère marin du genre Clunio. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 2. 1894.
[18] J. Pellegrin. Étude anatomique etc. des Cichlidés. Mém. Soc. Zool. France. tome 16. 1903.
— Gibbosité frontale chez Ptychochromis. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 144. 1907.
[19] F. Leydig. Integument brünstiger Fische und Amphibien. Biol. Ctrbl. Bd. 12. 1892.
[20] C. Th. E. von Siebold. Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1863.
[21] D. Gray. Characters and habits of the Bottlenose whale (Hyperoodon rostratus). Proc. Zool. Soc. London for 1882.
[22] O. Abel. Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1912.
[23] A. Vinson. Aranéides des îles de la Réunion, Maurice et Madagaskar. Paris 1863.
[24] J. R. Henderson. New species of coral-infesting crab. Ann. Mag. Nat. Hist. 7. ser. vol. 18.. 1906.
[25] P. Pelseneer. Exagération du dimorphisme sexuel chez un Gastropode marin. Journ. de Conchyliologie. vol. 50. 1902.
[26] J. B. Verany. Mollusques méditerranéens. I. Céphalopodes. Gènes 1851.
G. Jatta. Cefalopodi. Fauna Flora Neapel. Monogr. 23. 1896.
[27] Über die Schale des Argonauta-Weibchens vergleiche:
A. Lang. Lehrbuch der vergleich. Anatomie der wirbellosen Thiere. 2. Aufl. Mollusca (bearbeitet von K. Hescheler). Jena 1900.
G. Steinmann. Einführung in die Palaeontologie. 2. Aufl. Leipzig 1907.
C. Freiherr Stromer von Reichenbach. Lehrbuch der Palaeozoologie. I. Teil. Leipzig/Berlin 1909.
[28] E. Reuter, zit. in [3].
[29] W. Giesbrecht. Pelagische Copepoden. Fauna Flora Neapel. Monogr. 19. 1892.
[30] J. O. Westwood. Insects infesting the seeds of Ficus. Transact. Entomol. Soc. London 1882.
P. Mayer. Zur Naturgeschichte der Feigeninsekten. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 3. 1882.
K. Sajó. Caprifikation der Feigen. Prometheus. Jahrg. 12. 1901.
[31] A. Giard et J. Bonnier. Contributions à l'étude des Bopyriens. Trav. Inst. Zool. Lille et Labor. Zool. Wimereux. tome 5. 1887.
J. Bonnier. Contribution à l'étude des Épicarides. Les Bopyridae. Trav. Stat. Zool. Wimereux. tome 8. 1900.
G. Gilson. Prodajus ostendensis. Bull. Scient. France et Belg. tome 43. 1909.
[32] W. Giesbrecht. Notodelphyiden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 3. 1882.
[33] A. von Nordmann, zit. in [4].
C. Claus. Über den Bau und die Entwicklung parasitischer Crustaceen. Cassel 1858.
J. J. Sm. Steenstrup og Chr. Fr. Lütken, zit. in [4].
C. Claus (1868), zit. in [4].
R. von Schaub. Chondracanthus angustatus. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 74. Abth. I. 1876.
W. Kurz, zit. in [4].
E. Canu. Les Copépodes du Boulonnais. Trav. Labor. Zool. Wimereux. tome 6. 1892.
[34] Ch. Darwin. A monograph of the sub-class Cirripedia. The Lepadidae, London 1851; The Balanidae etc. London 1854.
P. P. C. Hoek. Cirripedia. Rep. Chall. Exp. Zool. vol. 8. 1883.
– Anatomie der Cirripedien. Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. Deel 6. 1885.
C. W. S. Aurivillius. Studien über Cirripedien. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 26. 1894.
A. Gruvel. Mâle complémentaire du Scalpellum vulgare. Arch. de Biol. tome 16. 1900.
Cirrhipèdes. Expéd. Scient. Travailleur et Talisman. Paris 1902.
W. Berndt. Biologie und Anatomie von Alcippe lampas. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 74. 1903.
Studien an bohrenden Cirripedien. Arch. Biontologie. Bd. 1. 1906.
P. P. C. Hoek. Polyandrie bij Scalpellum Stearnsi. Versl. Vergad. Akad. Wetensch. Amsterdam. Deel 14. 1906.
Cirripedia. Siboga-Expeditie. Monogr. 31a. Leiden 1907.
N. Annandale. Indian barnacles of the subgenus Smilium. Records Indian Mus. vol. 5. 1910.
F. H. Stewart. Post-larval development and minute anatomy in Scalpellum and Ibla. Mem. Indian Mus. vol. 3. 1911.
[35] F. Cohn. Fortpflanzung der Räderthiere. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 7. 1856.
G. Joseph. Räderthiere der Krainer Tropfsteingrotten. Zool. Anz. Jahrg. 2. 1879.

C. Claus. Organisation von Seison. Zool. Anz. Jahrg. 3. 1880.
L. Joliet. Mélicertes. Arch. Zool. exp. génér. 2. sér. tome 1. 1883.
C. T. Hudson and P. H. Gosse. The Rotifera or wheel-animalcules. London 1886.
L. Plate. Naturgeschichte der Rotatorien. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 19. 1886.
— Ectoparasitische Rotatorien des Golfes von Neapel. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 7. 1886/87.
E.-F. Weber. Rotateurs des environs de Genève. Arch. de Biologie. tome 8. 1888.
Ch. F. Rousselet. Male of Rhinops vitrea. Journ. Roy. Micr. Soc. 1897.
W. Rothert. Notommata wernecki. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 9. 1897.
E.-F. Weber. Faune rotatorienne du bassin du Léman. Rev. Suisse Zool. tome 5. 1898.
Ch. F. Rousselet. Genus Synchaeta. Journ. Roy. Micr. Soc. 1902.
Th. H. Montgomery. Rotatorian family Flosculariidae. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. vol. 55. 1903.
Ch. F. Rousselet. Liste männlicher Rädertiere. Forsch.ber. Biol. Stat. Plön. Teil 10. 1903.
P. de Beauchamp. Eosphora digitata. Arch. Zool. exp. génér. 4. sér. tome 3. 1905.
Cl. Hamburger. Männchen von Lacinularia socialis. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 86. 1907.
H. Krätzschmar. Polymorphismus von Anuraea aculeata. Internat. Revue Hydrobiol. Bd. 1. 1908.
A. Lange. Asplanchna sieboldii. Zool. Anz. Bd. 38. 1911.
— Fortpflanzungsverhältnisse der Rädertiere. Internat. Revue Hydrobiol. Plankt. Bd. 6. 1913.
[36] E. Korschelt. Bau und Entwicklung des Dinophilus apatris. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 37. 1882.
W. F. R. Weldon. On Dinophilus gigas. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 27. 1887.
W. Schimkewitsch. Bau und Entwicklung des Dinophilus vom Weißen Meere. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 59. 1895.
J. A. Nelson. Morphology of Dinophilus conklini. Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia. vol. 59. 1907.
P. de Beauchamp. Parthénogenèse chez Dinophilus. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 150. 1910.
H. Nachtsheim. Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus apatris. Arch. mikr. Anat. Bd. 93. Abt. II. 1919.
[37] R. Greeff. Die Echiuren. Nova Acta Leop.-Carol. Halle. Bd. 41. 1879.
J. W. Spengel. Zur Kenntnis der Gephyreen. I. Bonellia. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 1. 1879.
E. Ray Lankester. Hamingia arctica from the Hardanger Fjord. Ann. Mag. Nat. Hist. 5. ser. vol. 11. 1883.
M. Rietsch. Géphyriens armés ou Echiuriens. Recueil Zool. Suisse. tome 3. 1886.
C. Ph. Sluiter. Die Evertebraten aus der Sammlung usw. in Batavia. III. Die Gephyreen. Nat. Tijdschr. Nederl. Indië. Bd. 50. 1890.
J. Ikeda. Gephyrea of Japan. Journ. Coll. Sci. Japan. vol. 20. 1904.
— Three species of Echiuroids. Journ. Coll. Sci. Japan. vol. 21. 1907.
— New Echiuroid from the Sagami Bay. Annot. Zool. Japon. vol. 7. 1908.
R. Bledowski. Beiträge zur Kenntnis der Bonellia viridis. Dissert. Bern 1910.
F. Baltzer. Entwicklungsgeschichte von Bonellia. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 22. Vers. 1912.
— Bestimmung des Geschlechts usw. bei Bonellia. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 22. 1914.
[38] H. Driesch. Regulationsvermögen der Organismen. 6. Die Restitutionen der Clavellina. Arch. Entw.mech. Bd. 14. 1902.
E. Schultz. Über Reduktionen. I—III. Arch. Entw.mech. Bd. 18. 21. 24. 1904—1907.
— Über ontogenetische und phylogenetische Rückbildungen. Biol. Ctrbl. Bd. 28. 1908.
— Über umkehrbare Entwicklungsprozesse und ihre Bedeutung für eine Theorie der Vererbung. Leipzig 1908.
J. Hadži. Rückgängig gemachte Entwicklung einer Scyphomeduse. Zool. Anz. Bd. 34. 1909.
— Die Reduktion des Scyphopolypen und der Ephyra von Chrysaora. Verh. 8. Internat. Zool. Congr. Graz. 1911.
J. Berninger. Einwirkung des Hungers auf Hydra. Zool. Anz. Bd. 36. 1910.
— Einwirkung des Hungers auf Planarien. Zool. Jahrb. Allgem. Bd. 30. 1911.
[39] W. Salensky. Entwicklungsgeschichte des Brachionus urceolaris. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 22. 1872.
[40] F. G. Kohn. Paramermis contorta. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 15. 1905.
[41] E. Maupas. Reproduction des Nématodes. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 8. 1900.
F. A. Potts. Free-living Nematodes. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 55. 1910.
[42] R. Woltereck. Bildung und Entwicklung des Ostracoden-Eies. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 64. 1898.
[43] F. Schimmer. Monographie der Gryllodeengattung Myrmecophila. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 93. 1909.
[44] M. von Brunn. Parthenogenese bei Phasmiden. Mitteil. Naturhist. Mus. Hamburg. Jahrg. 15. 2. Beiheft. 1898.
R. de Sinéty. Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. Thèse de Paris. 1901.
J. Pantel et R. de Sinéty. Apparition des mâles etc. dans les pontes des Phasmes. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 147. 1908.

[45] H. Uzel. Monographie der Ordnung Thysanoptera. Königgrätz 1895.
[46] C. Ribaga. La partenogenesi nei Copeognati. Redia. vol. 2. 1904.
[47] H. Adler. Generationswechsel der Eichen-Gallwespen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 35. 1881.
M. W. Beyerinck. Erste Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Verh. Akad. Wetensch. Deel 22. 1883.
J. J. Kieffer. Die Gallwespen (Cynipiden) Mitteleuropas. In: Die Insekten Mitteleuropas, herausgegeb. von Chr. Schröder. Bd. 3. 1914.
[48] H. Adler, zit. in [47].
P. Cameron. A monograph of the british phytophagous Hymenoptera. London 1882—85.
E. Enslin. Die Blatt- und Holzwespen Mitteleuropas. In: Die Insekten Mitteleuropas, herausgegeben von Chr. Schröder. Bd. 3. 1914.
[49] F. Brauer. Zur Kenntnis der Phyllopoden. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 75. Abt. I. 1877.
H. Bernard. Hermaphroditismus bei Phyllopoden. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 25. 1891.
N. von Zograf. Phyllopodenstudien. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 86. 1907.
[50] M. Samter und R. Heymons. Die Variationen bei Artemia salina usw. Anhang Abh. Akad. Wiss. Berlin 1902.
C. Artom. Artemia salina delle saline di Cagliari. Zool. Anz. Bd. 29. 1906.
[51] C. Th. E. von Siebold. Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Leipzig 1856. — Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig 1871.
C. Claus. Männchen von Psyche helix. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 17. 1867.
[52] C. Verhoeff. Myriapoda. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1902—08.
[53] H. Jolicoeur et E. Topsent. Sur l'écrivain ou gribouri (Adoxus vitis). Mém. Soc. Zool. France. tome 5. 1892.
[54] A. A. Ssilantjew. Sicher konstatierter Fall der Parthenogenese bei einem Käfer. Zool. Anz. Bd. 29. 1906.
J. Wassiliev. Neuer Fall von Parthenogenese in der Familie der Curculioniden. Zool. Anz. Bd. 34. 1909.
[55] J. C. H. de Meijere. Die Lonchopteren des palaearktischen Gebietes. Tijdschr. voor Entomol. Deel 49. 1906.
[56] K. Jordan. Anatomie und Biologie der Physapoda. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 47. 1888.
[57] H. Weisensee. Geschlechtsverhältnisse und Geschlechtsapparat bei Anodonta. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 115. 1916.
[58] P. Marchal. La spanandrie et l'oblitération de la reproduction sexuée chez les Chermes. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 153. 1911.
[59] Vergleiche dazu besonders:
E. Korschelt und K. Heider. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Allgem. Teil. 4. Abschnitt. Jena 1910.
[60] A. Mrázek. Naturgeschichte von Lumbriculus. Sitz.ber. Böhm. Gesellsch. Wiss. Prag. 1913.
R. W. Schuster. Morphologische und biologische Studien an Naiden usw. Internat. Revue Hydrob. Plankt. Biol. Suppl. zu Bd. 7. 1915.
[61] A. Fritze. Darmkanal der Ephemeriden. Ber. Nat.forsch. Gesellsch. Freiburg. Bd. 4. 1888.
R. Sternfeld. Verkümmerung der Mundteile und Funktionswechsel des Darms bei den Ephemeriden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 24. 1907.
[62] B. Grassi. Contributo alla conoscenza delle Fillosserine. Roma 1912.
[63] O. Nüsslin. Biologie der Gattung Mindarus. Biol. Ctrbl. Bd. 30. 1910.
[64] M. Caullery et F. Mesnil. Formes épitoques et évolution des Cirratuliens. Annal. Univ. Lyon. fase. 39. 1898.
[65] J. C. C. Loman. Naturgeschichte des Bachneunauges. Zool. Jahrb. Suppl. 15. (Festschr. Spengel, Bd. 1). 1912.
[66] O. Steche. Fische. Brehms Tierleben. 4. Aufl. Leipzig/Wien 1914.
[67] A. Korotneff. Die Comephoriden des Baical-Sees. Wiss. Ergebn. Zool.-Exp. Baikal-See. Lief. 2. Kiew und Berlin 1905.
[68] C. Th. E. von Siebold, zit. in [29].
D. St. Jordan, Sh. Tanaka and J. O. Snyder. A catalogue of the fishes of Japan. Journ. Coll. Sci. Tokyo. vol. 33. 1913.
[69] G. E. H. Barrett-Hamilton. A possible mode of origin of some of the secondary sexual characters in animals etc. Proc. Cambridge Philos. Soc. vol. 10. 1910.
[70] Ch. Janet. Remplacement des muscles vibrateurs du vol etc. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 142. 1906.
Histolyse des muscles vibrateurs du vol etc. Ebenda. tome 144. 1907.
[71] J. Feytaud. Termite lucifuge. Archives Anat. micr. tome 13. 1911/12.
[72] G. W. Müller. Selbstverstümmelung bei einem Ostracoden. Mitth. Nat. Ver. Neu-Vorpommern und Rügen. Jahrg. 29. 1898.
[73] H. Drenkelfort. Biologie und Anatomie von Siphlurus. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 29. 1910.
[74] H. Adler, zit. in [47].

[75] A. Mordwilko. Biologie der Pflanzenläuse. Biol. Ctrbl. Bd. 27. 29. 1907. 1909.
[76] O. Kuttner. Marine Cladoceren. Sitz.ber. Gesellsch. Nat.Freunde Berlin. Jahrg. 1911.
[77] W. Schleip. Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Ergebn. Fortschr. Zoologie. Bd. 3. 1912.
A. Lange (1913), zit. in [35].
[78] E. von Daday. Heterogenesis bei den Rädertieren. Math. und Naturwiss. Berichte aus Ungarn. Bd. 7. 1890.
A. Lange (1911), zit. in [35].
[79] H. Krätzschmar, zit. in [35].
A. Lange (1913), zit. in [35].
[80] R. Sachse. Biologie litoraler Rädertiere. Internat. Revue Hydrob. Hydrogr. Biol. Suppl. 3. Serie. 1911/12.
[81] Als leicht orientierende Literatur nenne ich:
N. Cholodkovsky. Lebenscyklus der Chermes-Arten. Biol. Ctrbl. Bd. 20. 1900.
A. Mordwilko, zit. in [75].
[82] B. Grassi, zit. in [62]. (Zusammenfassung von A. Foà).
[83] N. Cholodkovsky, zit. in [81].
[84] P. Marchal. L'oblitération de la reproduction sexuée chez le Chermes piceae. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 153. 1911.
[85] J. Trägardh. Acariden aus Ägypten und dem Sudan. Results Swed. Zool. Exp. to Egypt and the White Nile 1901. pt. 2. 1905.
[86] G. Adlerz. Myrmecologiska Studier. II. Bih. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 11. 1886.
P. Marchal. Reproduction et évolution des guêpes sociales. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 4. 1896.
H. von Buttel-Reepen. Phylogenetische Entwicklung des Bienenstaates. Biol. Ctrbl. Bd. 23. 1903.
M. Holliday. Ergatogynic ants. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 19. 1904.
A. Adam. Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 35. 1913.
[87] C. Emery. Gattung Dorylus. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 8. 1895.
[88] Ich verweise auf einige wichtigere Werke und Aufsätze:
C. W. von Dalla Torre. Biologie von Bombus gerstaeckeri. Zool. Anz. Jahrg. 8. 1885.
R. Demoll. Königin von Apis mellifica, ein Atavismus. Biol. Ctrbl. Bd. 28. 1898.
A. Forel. Polymorphismus und Variation bei den Ameisen. Zool. Jahrb. Suppl. 7.1 (Weismann-Festschr.) 1904.
K. Escherich. Die Ameise. Braunschweig 1906.
W. M. Wheeler. The polymorphism of ants. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. vol. 23. 1907.
E. A. Göldi. Das die Staatenbildung bei den Insekten regulierende Naturgesetz. Revue Suisse Zool. vol. 19. 1911.
— Der Ameisenstaat. Himmel und Erde. Jahrg. 23. 1911.
[89] W. M. Wheeler. Worker ants with vestiges of wings. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. vol. 21. 1905.
[90] G. Adlerz, zit. in [86].
[91] C. Emery. Polymorphismus der Ameisen. Zool. Jahrb. Suppl. 7. (Weismann-Festschr.) 1904.
K. Escherich, zit. in [88].
W. M. Wheeler, zit. in [88].
[92] P. Marchal, zit. in [86].
[93] G. Pfeffer. Dimorphismus bei den Weibchen der Fortuniden. Jahrb. Hamburger Wiss. Anst. Jahrg. 7. 1889.
[94] C. Ritsema. Acentropus niveus in zijne Levenswijze. Tijdschr. voor Entomol. Deel 21. 1878.
M. Nigmann. Anatomie und Biologie von Acentropus niveus. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 26. 1908.
[95] E. Haase. Untersuchungen über die Mimicry. Bibl. Zool. Heft 8. 1892/93.
E. B. Poulton. Essays on evolution 1889—1907. Oxford 1908.
H. Eltringham. African mimetic butterflies. Oxford 1910.
R. C. Punnett. „Mimicry" in ceylon butterflies. Spolia Zeylanica. vol. 7. 1911.
[96] A. R. Wallace. Papilionidae of the Malayan region. Transact Linn. Soc. London. vol. 25. 1865.
E. Jacobson. Polymorphismus von Papilio memnon. Tijdschr. voor Entomol. Jahrg. 52. 1909.
J. C. H. de Meijere. Über Jacobsons Züchtungsversuche bez. des Polymorphismus von Papilio memnon. Ztschr. indukt. Abstamm.- u. Vererb.lehre. Bd. 3. 1910.
[97] M. C. Piepers. Die Farbenevolution bei den Pieriden. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. 2. Ser. Deel 5. 1896.
[98] E. M. Walker. North American dragonflies of the genus Aeshna. Univ. of Toronto Stud. Biol. Ser. 1912.
[99] G. Joseph. Dimorphismus des Weibchens von Dytiscus dimidiatus etc. 48. Jahr.ber. Schles. Gesellsch. vaterl. Cultur. 1871.
G. Simmermacher. Haftapparate an Tarsalgliedern von Insekten. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 40. 1884.

J. Chatany. Tarse des Dytiscides. Ann. Soc. Entom. France. vol. 79. 1910/11.
C. Wesenberg-Lund. Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten. Fortschr. Nat.wiss. Forsch. Bd. 8. 1913.

100 W. M. Wheeler, zit. in [88].

101 W. M. Wheeler and J. F. Mc Clendon. Dimorphic queens in an american ant (Lasius latipes). Biol. Bull. vol. 4. 1903.

102 G. O. Sars. Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège. Christiania 1867.
M. Samter und W. Weltner. Biologische Eigentümlichkeiten der Mysis relicta etc. Zool. Anz. Bd. 27. 1904.

103 C. V. Riley and L. O. Howard. An interesting water bug (Rheumatobates rileyi). Insect life. vol. 5. 1893.

104 A. Berlese. Acari, Myriopoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta. vol. 2. fasc. 15. Patavii 1884.
E. Trouessart. Sur le genre Analges. Ann. Soc. Entomol. France. Bull. vol. 63. 1894.
F. Dahl. Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnentiere. Jena 1913.

105 E. L. Trouessart. Les Sarcoptides plumicoles. Journ. de Micrographie. tome 9. 1885.

106 F. Dahl, zit. in [104].

107 W. von Reichenau. Ursprung der sekundären männlichen Geschlechtscharaktere, insbesondere bei den Blatthornkäfern. Kosmos. Bd. 10. 1881/82.
W. Bateson and H. H. Brindley. Variation in secondary sexual characters, statistically examined. Proc. Zool. Soc. London for 1892.
G. Smith. High and low dimorphism. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 17. 1906.

108 K. W. Verhoeff. Doppelmännchen bei Diplopoden. Zool. Anz. Bd. 23. 1900.
— Über Diplopoden. Nova Acta Leop.-Carol. Halle. Bd. 92. 1910.
— Abhängigkeit der Diplopoden und besonders der Juliden-Schaltmännchen von äußeren Einflüssen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 116. 1916.

109 G. Smith, zit. in [107].

110 A. Giard. Sur certains cas de dédoublement des courbes de Galton dus au parasitisme etc. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. 10. sér. tome 1. 1894.
H. H. Brindley and F. A. Potts. Effects of parasitic castration in Insects. Science. N. S. vol. 32. 1910.

111 F. Ris. Kurzflügelige Perliden. Mitth. Schweiz. Entomol. Gesellsch. Bd. 10. 1903.
F. Neeracher. Insektenfauna des Rheins und seiner Zuflüsse bei Basel. Revue Suisse Zool. tome 18. 1910.

112 K. Sajo, zit. in [30].

113 A. L. Melander. Structure and development of Embia texana. Biol. Bull. vol. 4. 1903.

114 E. Witlaczil. Polymorphismus von Chaetophorus populi. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 48. 1884.
A. Mordwilko, zit. in [75].

115 J. A. Harris. The dimorphism of Cambarus. The Kansas Univ. Quarterly. Ser. A. vol. 10. 1901.

116 J. Bonnier. Le dimorphisme des mâles chez les Crustacés amphipodes. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 111. 1890.

117 H. Coutière. Genre Saron à mâles dimorphes. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 150. 1910.

118 Einige speziellere Literatur darüber greife ich in Zitaten heraus:
A. Kussmaul. Über geschlechtliche Frühreife. Würzburger med. Ztschr. Bd. 3. 1862.
M. Bartels. Abnorme Behaarung beim Menschen. Ztschr. Ethnol. Bd. 8. 1876.
Leudesdorf. Über einen frühreifen Knaben aus Hamburg. Ztschr. Ethnol. Bd. 8. 1876.
Virchow. Nordamerikanisches sehr frühreifes Mädchen. Ztschr. Ethnol. Bd. 8. 1876.
R. Virchow. Frühreifes Mädchen aus Berlin. Ztschr. Ethnol. Bd. 23. 1891.
K. Ohmann. Vorzeitige Geschlechtsentwicklung. Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. 42. 1916.
Dazu nenne ich die neuere zusammenfassende Literatur:
R. Neurath. Die vorzeitige Geschlechtsentwicklung. Ergebn. inn. Mediz. u. Kinderheilk. Bd. 4. 1909.
J. Lenz. Vorzeitige Menstruation, Geschlechtsreife und Entwicklung. Arch. Gynaek. Bd. 99. 1913.
W. Falta. Die Erkrankungen der Blutdrüsen. Berlin 1913.
A. Biedl. Innere Sekretion. 3. Aufl. Wien und Leipzig 1916.

119 E. Wolf. Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 22. 1905.

120 C. Kwietniewski. Pteropodi gimnosomi del mare mediterraneo. Ricerche Labor. Anat. norm. Univ. Roma. vol. 9. 1903.
Larven eines unbekannten gymnosomen Pteropoden. Zool. Anz. Bd. 36. 1910.

121 C. Viguier. Maturité très précoce d'une larve de Spionide. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 151. 1910.

122 L. Camerano. Monografia dei Gordii. Mem. Accad. Scienze Torino. 2. ser. tom. 47. 1897.

123 C. H. Martin. Observations on Acinetaria. I. Quart. Journ. micr. sci. N. S. vol. 53. 1909.

124 A. Giard et J. Bonnier, zit. in [31].

[125] G. Neumann. Tunicata. III. Thaliacea. 1. Die Pyrosomen. Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1909 bis 1912.

[126] E. Trouessart. Reproduction des Sarcoptides. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. 9. sér. tome 5. 1893.
— Progénèse des Sarcoptides psoriques. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. tome 47. 1895.
— Schizocarpus mingaudi. Bull. Soc. Entomol. France. Année 1896.
J. Trägardh, zit. in [85].
E. Reuter, zit. in [3].

[127] O. le Roi. Dendrogaster arborescens und D. ludwigi, zwei entoparasitische Ascothoraciden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 86. 1907.

[128] Yves Delage. Évolution de la Sacculine. Arch. Zool. exp. génér. 2. sér. tome 2. 1884.
G. Smith. Rhizocephala. Fauna Flora Neapel. Monogr. 29. 1906.

[129] Die ganze Literatur findet man zitiert unter [160] in den Literaturanmerkungen zum 21. Kapitel.

[130] O. Kuttner. Marine Cladoceren. Sitz.ber. Gesellsch. Nat. Freunde Berlin. Jahrg. 1911.

[131] C. Chun. Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. Festschr. Leuckart. Leipzig 1892.

[132] C. von Wistinghausen. Entwicklung von Nereis Dumerilii. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 10. 1891.
F. Hempelmann. Naturgeschichte von Nereis dumerilii. Zoologica. Heft 62. 1911.

[133] Man vergl. etwa zur Analyse dieses Begriffes:
A. Giard et J. Bonnier, zit. in [31].
A. Giard, La Poecilogonie. Compt. Rend. VI. Congr. Internat. Zool. à Berne 1904.

[134] Und zur Analyse des Begriffes der Neotenie:
J. Kollmann. L'hivernage des larves de grenouille etc. Recueil Zool. Suisse. tome 1. 1884.
L. Camerano. Vita branchiale degli anfibi. Mem. Accad. Scienze Torino. 2. ser. tom. 35. 1884.
E. Zeller. Zur Neotenie der Tritonen. Jahr.hefte Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg. Jahrg. 55. 1899.

[135] J. Kollmann. Anpassungsbreite der Batrachier und die Korrelation der Organe. Zool. Anz. Jahrg. 7. 1884.
W. Wolterstorff. Neotenie der Batrachier. Zool. Garten. Jahrg. 37. 1896.

[136] P. Kammerer. Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. VII. Alytes obstetricans. Arch. Entw.mech. Bd. 28. 1909.

[137] L. Camerano, zit. in [134].
E. Zeller, zit. in [134].

[138] A. Duméril. Reproduction des Axolotls. Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Paris. tome 2. 1866.
A. Weismann. Umwandlung des mexikanischen Axolotl in ein Amblystoma. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 25. Suppl. 1875.
M. von Chauvin. Verwandlung des mexikanischen Axolotl in Amblystoma. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 27. 1876.
— Fortpflanzung des Amblystoma. Zool. Anz. Jahrg. 6. 1883.
— Verwandlungsfähigkeit des mexikanischen Axolotl. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 41. 1885.
H. Gadow. The mexican Axolotl. Nature. vol. 67. 1903.
F. Werner. Lurche. In Brehms Tierleben. 4. Aufl. Bd. 4. Leipzig und Wien 1912.

[139] J. E. V. Boas. Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. 7. 1882.
E. T. Emerson. General anatomy of Typhlomolge. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. vol. 32. 1905.
J. Versluys. Die Salamander und die ursprünglichsten vierbeinigen Landwirbeltiere. Naturwiss. Wochenschr. N. F. Bd. 8. 1909.

[140] J. E. V. Boas. Über Neotenie. Festschr. C. Gegenbaur. Bd. 2. Leipzig 1896.

[141] Nach Lilljeborg, zit. in Boas [140].

[142] W. Schimkewitsch. Pantopoden von St. Vaast-la-Houge und Roscoff. Annuaire Mus. Zool. Pétersbourg. tome 13. 1909.

[143] B. Grassi e A. Sandias. Costituzione e sviluppo della Società dei Termitidi. Atti Accad. Gioenia Sc. Natur. Catania. 4. ser. vol. 6.7. 1893.
H. Heath. Habits of California Termites. Biol. Bull. vol. 4. 1902.
N. Holmgren. Südamerikanische Termiten. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 23. 1906.
K. Escherich. Die Termiten oder weißen Ameisen. Leipzig 1909.
J. Feytaud, zit. in [71].

Zu Kapitel 23: Übertragung spezifischer Geschlechtsmerkmale von Geschlecht zu Geschlecht.

[1] Ch. Oberthür. Lépidoptères hybrides appartement à la tribu des Phalénites. Bull. Soc. Entomol. France. Année 1897.
— Sur le Biston Hünii. Bull. Soc. Entomol. France. Année 1900.

[2] R. H. Thomas. The transmission of secondary sexual characters in pheasants. Journ. of Genetics. vol. 3. 1914.
[3] Man vergleiche dazu etwa: L. Plate. Vererbungslehre. Leipzig 1913.
[4] F. Baltzer. Bestimmung des Geschlechts usw. bei Bonellia. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 22. 1914.
[5] A. Malaquin. Le parasitisme évolutif des Monstrillides. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 9. 1901.
[6] Th. Eimer. Variieren der Mauereidechse. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 47. Bd. I. 1881.
[7] H. E. Crampton. Experimental and statistical studies upon Lepidoptera. Biometrika. vol. 3. 1904.
[8] Th. H. Montgomery. Organic variation as a criterion of development. Journ. of Morph. vol. 12. 1897.
[9] Sh. Hatai. Variation and correlation of skull measurements in albino rats. Americ. Journ. Anatomy. vol. 7. 1907/08.
[10] N. Rüdinger. Hirne von Zwillingen. Verh. Anat. Gesellsch. 8. Vers. 1894.
W. Waldeyer. Somatische Unterschiede der beiden Geschlechter. Corresp.-Blatt deutsch. Gesellsch. Anthrop. usw. Jahrg. 25. 1894.
W. Pfitzner. Sekundäre Geschlechtsunterschiede beim Menschen. Morph. Arb. (Schwalbe). Bd. 7. 1897.
— Einfluß des Geschlechts auf die anthropologischen Charaktere. Ztschr. Morph. Anthrop. Bd. 3. 1901.
L. Labicque. Poids encéphalique des deux sexes de l'espèce humaine. Compt. Rend.Soc. Biol. Paris. tome 63. 1907.
[11] R. Holz. Über die Unterschiede in der Zusammensetzung des Blutes männlicher und weiblicher Katzen, Hunde und Rinder. Dissert. Dorpat 1891.
[12] L. Labicque. Différence sexuelle dans le poids de l'encéphale chez les animaux. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. tome 63. 1907.
[13] Cl. Regaud et A. Policard. Variations sexuelles de structure dans le tube urnifère de quelques Ophidiens. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. Année 1903.
— Variations sexuelles de structure dans le rein des Reptiles. Ebenda 1903.
[14] F. E. Beddard. Rudimentary hind limbs of the Boine snakes. Nature. vol. 72. 1905.
[15] F. Werner. Kriechtiere II. In Brehms Tierleben. 4. Aufl. Bd. 5. Leipzig und Wien 1913.
[16] A. Langen. Berichte und Individual-Aufnahmen aus dem malayischen Archipel. Ztschr. Ethnol. Bd. 21. 1889.
[17] J. A. Allen. History of North American Pinnipeds. Washington 1880.
[18] G. Smith. Metamorphosis and life-history of Gnathia. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 16. 1903/04.
[19] W. Kirby. Strepsiptera. Transact. Linn. Soc. London. vol. 11. 1811.
C. Th. von Siebold. Über Strepsiptera. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 9. Bd. I. 1843.
W. D. Pierce. A monographic revision of the Strepsiptera. Smiths. Inst. Unit. Stat. Nation. Mus. Bull. 66. 1909.
K. Strohm. Die zusammengesetzten Augen der Männchen von Xenos. Zool. Anz. Bd. 36. 1910.
[20] Th. H. Montgomery. Morphological superiority of the female sex. Proc. Americ. Philosoph. Soc. Philadelphia. vol. 43. 1904.
[21] Man vergleiche zu allem: Brehms Tierleben. Vögel. 4. Aufl. Leipzig und Wien 1911—13.
[22] J. Wood-Mason. Structure and development of the trachea in the indian painted snipe. Proc. Zool. Soc. London for 1878.
[23] F. Heincke. Gobiidae und Syngnathidae der Ostsee. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 46. Bd. I. 1880.
G. Duncker. Biologische Beobachtungen an Lophobranchiern. Abhandl. Gebiete Naturwiss. Bd. 16. Hamburg 1900.
[24] K. Stansch. Pelmatochromis subocellatus. Wochenschr. Aquar. Terr.kunde. Jahrg. 13. 1916.
[25] H. H. Newman. Spawning behavior and sexual dimorphism in Fundulus. Biol. Bull. vol. 12. 1907.
[26] G. E. Dobson. Secondary sexual characters in the Chiroptera. Proc. Zool. Soc. London for 1873.
[27] H. Friese. Biologie der solitären Blumenwespen (Apidae). Zool. Jahrb. (Syst.). Bd. 5. 1891.
[28] Ch. Aurivillius. Sekundäre Geschlechtscharaktere nordischer Tagfalter. Bih. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 5. 1880.
[29] E. Haase. Untersuchungen über die Mimicry. Bibl. Zool. Heft 8. 1892/93.
E. B. Poulton. Essays on evolution. Oxford 1908.
H. Eltringham. African mimetic butterflies. Oxford 1910.
A. Jacobi. Mimikry und verwandte Erscheinungen. Braunschweig 1913.
[30] A. Seitz. Lepidopterologische Studien im Ausland. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 4. 1889.
[31] J. Vosseler. Faunistik und Biologie der Orthopteren Algeriens und Tunesiens. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 17. 1903.
[32] G. W. and E. G. Peckham. Sexual selection in spiders of the family Attidae. Occas. Pap. Nat. Hist. Soc. Wisconsin. vol. 1. 1889.
E. G. Peckham. Protective resemblances in spiders. Ebenda. vol. 1. 1889.

Th. H. Montgomery. Significance of the courtship and secondary sexual characters of Araneads. Americ. Natural. vol. 44. 1910.
[33] W. R. Ogilvie-Grant. Catalogue of the game birds. Catal. Birds Brit. Mus. vol. 22. London 1893.
[34] J. Meisenheimer. Äußere Geschlechtsmerkmale und Gesamtorganismus. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 23. Vers. 1913.
[35] E. Eversmann. Neue und weniger gekannte Säugethiere Rußlands. Bull. Soc. Impér. Natural. Moscou. Année 1840.
J. D. Caton. The antelope and deer of America. 2. edit. New York 1881.
H. Nitsche. Abnormitäten des Rehwildes. Tharander Forstl. Jahrb. Bd. 33. 1883.
— Studien über Hirsche. Leipzig 1898.
R. Lydekker. The deer of all lands. London 1898.
[36] Ph. L. Sclater and O. Thomas. The book of antelopes. London 1894—1900.
[37] R. W. Shufeldt. Horned mammals, with some observations upon multiple-horned sheep. Journ. Comp. Med. Surg. vol. 10. 1889.
E. O. Arenander. Studien über das ungehörnte Rindvieh im nördl. Europa. Ber. physiol. Labor. landwirtsch. Inst. Halle. Heft 12. 1895.
C. J. Forsyth Major. Transference of secondary sexual characters of mammals from males to females. Geol. Magaz. N. S. 4. Dec. vol. 8. 1901.
E. O. Arenander. Ist plötzliche Hornlosigkeit „Mutation" oder „Rückschlag"? Jahrb. wiss. prakt. Tierzucht. Jahrg. 3. 1908.
Fambach. Geweih und Gehörn. Ztschr. Naturwiss. (Halle). Bd. 81. 1909.
[38] C. J. Forsyth Major, zit. in [37].
[39] H. G. Stehlin. Geschichte des Suiden-Gebisses. Abh. Schweiz. palaeont. Gesellsch. vol. 26. 27. 1899. 1900.
[40] F. Germer. Bau und Lebensweise der Lymexyloniden. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 101. 1912.
[41] W. Dietrich. Die Facettenaugen der Dipteren. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 92. 1909.
[42] V. L. Kellogg. The divided eyes of Arthropoda. Zool. Anz. Bd. 21. 1898.
[43] H. Krauss. Westafrikanische Orthopteren. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 5. 1891.
[44] E. B. Poulton, zit. in [29].
[45] E. Haase, zit. in [29].
[46] F. A. Dixey. Relation of mimetic patterns to the original form. Transact. Entomol. Soc. London for 1896.
[47] E. Hartert. Trochilidae. In: Das Tierreich. Lief. 9. Berlin 1900.
[48] A. Brandt. Anatomisches und Allgemeines über die Hahnenfedrigkeit usw. bei Vögeln. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 48. 1889.
[49] O. Thomas. Catalogue of the Marsupialia and Monotremata in the collection of the British Museum. London 1888.
[50] Ph. Lehrs. Abstammung und Ausbreitung in den Formenkreisen der Gattung Lacerta. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 28. 1910.
[51] F. Berges Schmetterlingsbuch (bearbeitet von H. Rebel). 9. Aufl. Stuttgart 1910.
[52] O. Staudinger. Exotische Tagfalter. Bd. 1. Fürth 1888.
[53] A. Weismann. Vorträge über Descendenztheorie. Jena 1902.
[54] W. Petersen. Ein Beitrag zur Frage der geschlechtlichen Zuchtwahl. Biol. Ctrbl. Bd. 27. 1907.
[55] G. E. Dobson. On secondary sexual charakters in the Chiroptera. Proc. Zool. Soc. London for 1873.
[56] J. Dauen. Rudimentäre Drüse beim weiblichen Triton. Morph. Arb. (Schwalbe). Bd. 7. 1897.
[57] F. Köhler. Duftschuppen der Gattung Lycaena. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 13. 1900.
[58] O. Hirt. Dufteinrichtungen der Neotropiden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 30. 1910.
[59] H. H. Freiling. Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge usw. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 92. 1909.
[60] A. Petrunkewitsch und G. von Guaita. Über den geschlechtlichen Dimorphismus bei den Tonapparaten der Orthopteren. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 14. 1901.
[61] V. Häcker. Der Gesang der Vögel. Jena 1900.
[62] A. Fiori. Trachea della Bucephala clangula. Atti Soc. Natural. Modena. Memorie. 3. ser. vol. 3. 1884.
[63] L. Wunderlich. Zur vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte des unteren Kehlkopfes der Vögel. Nova Acta Leop.-Carol. Halle. Bd. 48. 1884.
[64] H. Gadow. Vögel. In Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1891.
[65] P. Pavesi. Studi anatomici sopra alcuni uccelli. Annal. Mus. Civ. Stor. natur. Genova. vol. 9. 1876/77.
[66] F. A. Kolenati. Der Gletschergast. Bull. Acad. Imp. Scienc. St. Pétersbourg. Cl. phys.-math. tome 5. 1847.
[67] P. Lesne. La variation sexuelle chez les mâles de certains Coléoptères. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 132. 1901.
[68] A. Forel. Les fourmis de la Suisse. Neue Denkschr. allg. Schweiz. Gesellsch. ges. Nat.wiss. Bd. 26. 1874.

G. Adlerz. Myrmecologiska Studier. II. Bih. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 11. 1886.
C. Emery. Polymorphismus der Ameisen. Biol. Ctrbl. Bd. 26. 1906.
W. M. Wheeler. Polymorphism of ants. Bull. Americ. Mus. Natur. Hist. vol. 23. 1907.
[69] E. Zeller. Über Triton viridescens. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg. Jahrg. 47. 1891.
[70] F. Schaefer. Schenkeldrüsen der Eidechsen. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 68. Bd. I. 1902.
[71] M. Pfaundler. Physiologie der Laktation. In: Handbuch der Milchkunde von P. Sommerfeld. Wiesbaden 1909.
[72] M. Weber. Studien über Säugetiere. Jena 1886.
R. Bonnet. Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie. Ergebn. Anat. Entw.gesch. Bd. 2. 1892.
W. Ellenberger und H. Baum. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 12. Aufl. 1908.
[73] T. Iwai. La polymastie au Japon. Arch. Méd. exp. et Anat. pathol. 1. sér. tome 16. 1904. — The Lancet. 85, vol. II. 1907.
[74] R. Neuhauss. Deutsch Neu-Guinea. Berlin 1911.
[75] A. von Humboldt und A. Bonplandt. Reise in den Aequinoctial-Gegenden des neuen Kontinents. 2. Teil. Stuttgart und Tübingen 1818.
[76] Ornstein. Schwanzbildung beim Menschen. Ztschr. Ethnol. Bd. 11. 1879.
J. Hyrtl. Handbuch der topographischen Anatomie. 7. Aufl. Bd. 1. 1882.
H. Mueller. Nährväter in der chinesischen Literatur. Ztschr. Ethnol. Jahrg. 41. 1909.
O. Olshausen, in der Diskussion zum eben zitierten Aufsatz von H. Mueller.
[77] A. von Humboldt und A. Bonplandt, zit. in [75].
C. Hennig. Über menschliche Polymastie und über Uterus bicornis. Arch. Anthropol. Bd. 19. 1891.
R. Bonnet, zit. in [72].
[78] Johannes Jonstonus. Historiae naturalis de Quadrupedibus libri. Amstelodami 1657.
[79] G. E. Dobson. Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum. London 1878.
W. L. Hahn. Some habits and sensory adaptations of cave-inhabiting bats. Biol. Bull. vol. 15. 1908.
Brehms Tierleben. 4. Aufl. Säugetiere. Bd. 1. Leipzig und Wien 1912.
[80] E. Bresslau. Die Entwicklung des Mammarapparates der Monotremen, Marsupialier und einiger Placentalier. I—III. Denkschr. med. nat.wiss. Gesellsch. Jena. Bd. 7. 1912.
K. Sell. Über Hyperthelie, Hypermastie und Gynäkomastie. Ber. Nat.forsch. Gesellsch. Freiburg. Bd. 9. 1895.
[81] O. Jaekel. Die Wirbeltiere. Berlin 1911.
[82] F. Leydig. Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
[83] H. Rathke. Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig 1866.
J. Szakáll. Über den Bau des Urogenitalsystems der Krokodile. Dissert. Gießen 1899.
[84] H. Rathke. Über die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig 1848.
O. Schmidtgen. Die Cloake und ihre Organe bei den Schildkröten. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 24. 1907.
[85] Johannes Müller. Über zwei verschiedene Typen in dem Bau der erectilen männlichen Geschlechtsorgane bei den straußartigen Vögeln usw. Abh. Akad. Wiss. Berlin aus dem Jahre 1836. Berlin 1838.
[86] W. Waldeyer. Das Becken. Bonn 1899.
[87] Dr. Bourgery et N. N. Jacob. Traité complet de l'anatomie de l'homme. tome 5. Paris 1839.
[88] P. Vlacović. Apparecchio sessuale de'monotremi. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 9. 1852.
[89] A. Brass. Beiträge zur Kenntnis des weiblichen Urogenitalsystems der Marsupialen. Dissert. Leipzig 1880.
A. J. P. van den Broek. Weibliche Geschlechtsorgane der Beuteltiere. Petrus Camper. 3. Deel. 1905.
[90] R. Schmaltz. Das Geschlechtsleben der Haussäugetiere. In Harms Lehrbuch der tierärztlichen Geburtshilfe. Berlin 1912.
[91] J. Böhm. Die äußeren Genitalien des Schafes. Morph. Jahrb. Bd. 34. 1905.
[92] L. Pohl. Os penis der Musteliden. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 45. 1909.
[93] T. Tullberg. Über das System der Nagethiere. Nova Acta Soc. Scient. Upsal. 3. ser. vol. 18. 1899.
M. Weber. Die Säugetiere. Jena 1904.
[94] M. Weber, zit. in [93].
[95] G. E. Dobson, zit. in [79].
[96] J. L. C. Schroeder van der Kolk et W. Vrolik. Recherches d'Anatomie comparée sur le genre Stenops. Bijdr. tot de Dierkunde. Deel 1. 1848—54.

[97] Th. L. W. von Bischoff. Äußere weibliche Geschlechts- und Begattungsorgane des Menschen und der Affen. Abh. Akad. Wiss. München. Math.-phys. Kl. Bd. 13. 1880.
S. Bolk. Beiträge zur Affenanatomie.. VI. Ztschr. Morphol. Anthropol. Bd. 10. 1907.
[98] A. G. F. Fugger. De singulari clitoridis in simiis generis Atelis magnitudine et conformatione. Dissert. Berlin 1835.
Th. L. W. von Bischoff, zit. in [97].
L. Bolk, zit. in [97].
[99] H. A. Robin. Recherches anatomiques sur les mammifères de l'ordre des Chiroptères. Thèse de Paris. 1881.
[100] H. Filhol. Anatomie du Cryptoprocte de Madagaskar. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. tome 118. 1894.
E. Lönnberg. Female genital organs of Cryptoprocta. Bih. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 28. 1902.
[101] M. Watson. Female generative organs of Hyaena crocuta. Proc. Zool. Soc. London for 1877.
— Male generative organs of Hyaena crocuta. Proc. Zool. Soc. London for 1878.
— Additional observations on the anatomy of the spotted Hyaena. Proc. Zool. Soc. London for 1891.
G. Grimpe. Hyänologische Studien. Zool. Anz. Bd. 48. 1916.
[102] W. R. Coe and B. W. Kunkel. Female urogenital organs of Anniella. Anat. Anz. Bd. 26. 1905.
[103] H. Gadow. Cloaca and copulatory organs of the Amniota. Phil. Transact. Roy. Soc. London. B. vol. 178. 1886.
A. Voeltzkow. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von Crocodilus madagascariensis. Abh. Senckenberg. Nat.forsch. Gesellsch. Bd. 26. 1902.
[104] H. Rathke, zit. in [84].
[105] H. Gadow, zit. in [103].
R. Schmaltz, zit. in [90].
[106] K. Menge. Bildungsfehler der weiblichen Genitalien. In: Veits Handbuch der Gynaekologie. 2. Aufl. Bd. 4. 2. Hälfte. 1910.
[107] H. Klaatsch. Über embryonale Anlagen des Scrotums und der Labia majora bei Arctopitheken. Morph. Jahrb. Bd. 18. 1892.
L. Bolk, zit. in [97].
[108] E. Lönnberg, zit. in [100].
[109] M. Watson (1877), zit. in [101].
[110] E. H. Weber. Zusätze zur Lehre vom Baue und den Verrichtungen der Geschlechtsorgane. Leipzig 1846.
F. Wahlgren. Uterus masculinus bei dem Menschen und den Säugetieren. Müll. Arch. Anat., Physiol., wiss. Med. Jahrg. 1849.
R. Leuckart. Das Webersche Organ und seine Metamorphosen. Münch. Illustr. Med. Zeitung. Jahrg. 1852.
Müller. Bemerkungen über den Auerochsen. Vierteljahrsschr. wiss. Veter.kunde. Bd. 2. 1852.
M. Weber. Die Säugetiere. Jena 1904.
[111] T. Tullberg, zit. in [93].
[112] K. Skoda. Uterus masculinus bei einigen Wiederkäuerarten. Anat. Anz. Bd. 50. 1917.
[113] R. Leuckart, zit. in [110].
[114] M. Braun. Uterus masculinus von Phocaena communis. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1907.
[115] Ich nenne Literatur über einige Spezialfälle:
C. Langer. Uterus masculinus eines 63jährig. Mannes. Ztschr. Gesellsch. Ärzte Wien. Jahrg. 11. 1855.
— Ein neuer Fall von Uterus masculinus bei Erwachsenen. Arch. Anat. Physiol. Anat. Abt. Jahrg. 1881.
C. Stonham. Case of perfect Uterus masculinus. Transact. Pathol. Soc. London. vol. 39. 1888.
A. Primrose. A case of Uterus masculinus in the male. Journ. of Anat. Physiol. vol. 33. 1899.
[116] R. Legros. Morphologie des glandes sexuelles de l'Amphioxus. Compt. Rend. 3. Congr. Int.nat. Zoologie. Leyde 1896.
[117] R. H. Burne. The „Porus genitalis" in the Myxinidae. Journ. Linn. Soc. London. Zool. vol. 26 1898.
[118] C. Gegenbaur. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 2. Bd. Leipzig 1901.
[119] J. Brock. Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morph. Jahrb. Bd. 4. 1878.
M. Weber. Die Abdominalporen der Salmoniden. Morph. Jahrb. Bd. 12. 1887.
E. J. Bles. Abdominal pores and nephrostomes in fishes. Journ. of Anat. Physiol. vol. 32. 1898.
[120] Positives Material für diese Auffassung enthalten außer den bereits unter [119] angeführten Abhandlungen besonders noch:
H. F. E. Jungersen. Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arb. zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. 9. 1889.

G. B. Howes. On some hermaphrodite genitalia of the codfish etc. Journ. Linn. Soc. London. Zool. vol. 23. 1891.
G. Schneider. Entwicklung der Genitalcanäle bei Cobitis und Phoxinus. Mém. Acad. Imp. Scienc. Pétersbourg. 8. sér. vol. 2. 1895.
[121] D. B. Hart. Morphology of the human urogenital tract. Journ. of Anat. Physiol. vol. 35. 1901.
M. Weber, zit. in [110].
[122] Ich habe lange in der Literatur suchen müssen, bis ich Anschauungen fand, die mit den hier geäußerten übereinstimmen. Alle anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Lehr- und Handbücher stehen ihnen so fern wie nur möglich. Ich weiß nur einen Autor als Helfer zu nennen, J. Tandler in einem Aufsatz (Einfluß der innersekretorischen Anteile der Geschlechtsdrüsen auf die äußere Erscheinung des Menschen) in der Wiener klinischen Wochenschrift (Jahrg. 23, 1910). Seine dort ausgesprochenen Meinungen decken sich völlig mit der hier gebotenen Auffassung.
[123] S. Pace. Anatomy of the Prosobranch genus Pontiothauma. Journ. Linn. Soc. London.Zool. vol. 28. 1901.
[124] W. Bateson. Materials for the study of variation. London 1894.
E. Lönnberg. Biological and anatomical facts concerning Parastacus. Zool. Anz. Bd. 21. 1898.
A. Gerstäcker und A. E. Ortmann. Crustacea. Ordn. Malacostraca. Bronns Kl. u. Ordn. Leipzig 1901.
F. H. A. Marshall. Variation in the number and arrangement of the male genital apertures in the Norway Lobster. Proc. Zool. Soc. London for 1902. vol. I.
D. C. M'Intosh. Variation in the Norway Lobster. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh. vol. 17 1908.
— Number of genital apertures etc. in the Norway Lobster. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh. vol. 18. 1910.
[125] C. Grobben. Männliche Geschlechtsorgane der Dekapoden. Arb. Zool. Inst. Wien. tom. 1. 1878.
D. Bergendal. Abnorme Formen der ersten abdominalen Anhänge bei einigen Krebsweibchen. Bih. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 14. 1888.
— Neue Beobachtungen über die Formvariation der ersten abdominalen Anhänge bei Krebsweibchen. Bih. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 15. 1889.

Zu Kapitel 24: Herkunft und Ausbildung peripherer Geschlechtsmerkmale.

[1] Ich nenne hier nur das neueste, in seiner kritischen Verarbeitung der Probleme grundlegende Werk von L. Plate. Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 4. Aufl. Leipzig und Berlin 1913.
[2] Charles Darwin. Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. Übersetzt von J. V. Carus. Bd. 1. Stuttgart 1875.(S. 276/277.)
[3] Charles Darwin, zit. in [2]. Bd. 2. Stuttgart 1875.
[4] A. Lameere. L'évolution des ornements sexuels. Bull. Acad. Roy. Belg. Classe des Scienc. 1904.
[5] K. Guenther. Zur geschlechtlichen Zuchtwahl. Arch. Rass. Gesellsch. Biologie. Jahrg. 2. 1905.
[6] F. Braun. Zur geschlechtlichen Zuchtwahl der Sperlingsvögel. Journ. für Ornithol. Jahrg. 47. 1899.
[7] J. Stolzmann. Quelques remarques sur le dimorphisme sexuel. Proc. Zool. Soc. London for 1885.
[8] G. W. and E. G. Peckham. Sexual selection in spiders of the family Attidae. Occas. Papers Nat. Hist. Soc. Wisconsin. vol. 1. 1889.
— Revision of the Attidae of North America. Transact. Wisconsin Acad. vol. 16. pt. I. 1909.
[9] J. M. Aldrich and L. A. Turley. A balloon-making fly. Americ. Natural. vol. 33. 1899.
[10] Ed. Hoffer. Die Schmarotzerhummeln Steiermarks. Mitth. Nat.wiss. Verein Steiermark. Jahrg. 1888.
[11] W. Petersen. Ungleichzeitigkeit in der Erscheinung der Geschlechter bei Schmetterlingen. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 6. 1892.
[12] G. Jaeger. Die Darwinsche Theorie und ihre Stellung zu Moral und Religion. Stuttgart 1869.
[13] A. Forel. Zur Ästhetik als sexuelles Zuchtwahlmoment. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 23. 1906.
[14] E. Selous. Observations etc. on the question of sexual selection in birds. The Zoologist. 4. ser. vol. 10. 1906.
[15] D. Dewar and F. Finn. The making of species. London/New York 1909.
[16] C. L. Morgan. Instinkt und Gewohnheit. Leipzig/Berlin 1909.
[17] J. Schilde. Frühlingsbeobachtungen über die naturimmanente Erzeugung der Flügelpracht und Anpassung von Schmetterlingen. Entomol. Nachricht. Jahrg. 10. 1884.
A. Seitz. Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. III. Teil. Fortpflanzung. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 7. 1894.
[18] A. G. Mayer and C. G. Soule. Some reactions of caterpillars and moths. Journ. exper. Zool. vol. 3. 1906.
[19] C. Wesenberg-Lund. Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten. Fortschr. nat.wiss. Forsch. Bd. 8. 1913.

[20] V. L. Kellogg. A note on assortative mating. Science. N. S. vol. 24. 1906.
[21] E. B. Poulton. Essays on evolution 1889—1907. Oxford 1908.
[22] K. Groos. Die Spiele der Tiere. 2. Aufl. Jena 1907.
[23] Man vergleiche dazu etwa einige neuere Werke wie:
C. L. Morgan, zit. in [16].
D. Dewar and F. Finn, zit. in [15].
[24] K. Möbius. Können die Tiere Schönheit wahrnehmen und empfinden? Sitz.ber. Akad. Wiss. Berlin. Jahrg. 1906. 1. Halbband.
[25] C. N. Jonescu. Gehirn der Honigbiene. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 45. 1909.
H. Pietschker. Gehirn der Ameise. Jen. Ztschr. Nat.wiss. Bd. 47. 1911.
[26] R. C. Punnett. On some arctic Nemerteans. Proc. Zool. Soc. London for 1901. vol. II.
[27] M. Weber. Hautsekrete bei Säugethieren. Arch. mikr. Anat. Bd. 31. 1888.
[28] K. Geyer. Chemische Zusammensetzung der Insektenhämolymphe usw. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 105. 1913.
[29] J. Dewitz. Untersuchungen über Geschlechtsunterschiede. Nr. 3. Zool. Anz. Bd. 47. 1916; Nr. 4. Zool. Jahrb. Allgem. Bd. 36. 1916.
[30] J. Dewitz. Äußere Merkmale der Geschlechter bei Insektenlarven. Zool. Anz. Bd. 47. 1916.
[31] C. J. Bucura. Geschlechtsunterschiede beim Menschen. Wien und Leipzig 1913.
[32] A. Guieysse. La capsule surrénale du cobaye. Journ. de l'Anat. et Physiol. Année 37. 1901.
[33] Wo. Ostwald. Giftigkeit des Seewassers für Süßwassertiere. Arch. ges. Physiol. Bd. 106. 1905.
[34] Brehms Tierleben. 4. Aufl. Säugetiere. Bd. 4. Leipzig und Wien 1916.
[35] A. Petrunkewitsch. Künstliche Parthenogenese. Zool. Jahrb. Suppl. VII. (Festschr. Weismann.) 1904.
[36] E. Ehlers. Schnabelbildung von Heteralocha acutirostris. Abh. Gesellsch. Wiss. Göttingen. Math.-phys. Kl. Bd. 39. 1893.
[37] P. Geddes and A. Thomson. The evolution of sex. London 1889.
Ähnliches bei: H. H. Newman. Spawning behavior and sexual dimorphism in Fundulus. Biol. Bull. vol. 12. 1907.
[38] K. W. Ohler. Der Einfluß des Geschlechtslebens der Tiere, insbesondere der Vögel auf die Epidermoidalgebilde der Haut. Dissert. Bern 1905.
[39] W. Fr. Langer. Morphologie der viviparen Cyprinodontiden. Morph. Jahrb. Bd. 47. 1913.
[40] G. E. H. Barrett-Hamilton. A possible mode of origin of the secondary sexual characters etc. Proc. Cambridge Philos. Soc. vol. 10. 1900.
[41] E. Wagler. Faunistische und biologische Studien an freischwimmenden Cladoceren Sachsens. Zoologica. Heft 67. 1912.
[42] A. Olt. Lebensweise und Entwicklung des Bitterlings. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 55. 1893.
[43] H. H. Newman, zit. in [37].
[44] F. Guitel. Moeurs du Gobius minutus. Arch. Zool. exp. génér. 2. sér. tome 10. 1892.
[45] G. A. Drew. Sexual activities of the squid, Loligo pealii. Journ. of Morph. vol. 22. 1911.
[46] Th. Eimer. Untersuchungen über das Variieren der Mauereidechse. Arch. Nat.gesch. Jahrg. 47. Bd. I. 1881.
[47] G. Thilenius. Der Farbenwechsel von Varanus, Uromastix und Agame inermis. Morph. Arbeit. (Schwalbe). Bd. 7. 1897.
[48] F. Leydig. Über das Blau in der Farbe der Thiere. Zool. Anz. Jahrg. 8. 1885.
[49] H. Kohlwey. Arten- und Rassenbildung. Leipzig 1897.
[50] P. Kammerer. Vererbung künstlicher Zeugungs- und Farbenveränderungen. Die Umschau. Jahrg. 15. 1911.
[51] A. B. Meyer. The cause of sexual differences of colour in Eclectus. Nature. vol. 47. 1893.
[52] Th. H. Morgan. Evolution and adaptation. New York 1903.
Brehms Tierleben. 4. Aufl. Vögel. Leipzig und Wien 1911.
[53] G. Smith. High and low dimorphism. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 17. 1906.
[54] F. Guitel. Orifices génito-urinaires de quelques Blennius. Arch. Zool. exp. génér. 3. sér. tome 1. 1893.
[55] Th. Eimer, zit. in [46].
— und C. Fickert. Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schwimmvögeln. Nova Acta Leop.-Carol. Halle. Bd. 77. 1899.
[56] N. Banks. Secondary sexual characters in spiders. Proc. Entomol. Soc. Washington. vol. 5. 1903.
[57] A. R. Wallace. Der Darwinismus. Braunschweig 1891.
[58] Man vergleiche dazu etwa L. Plate, zit. in [1], wo die Wallacesche Auffassung eine vollständige Ablehnung erfährt, oder G. W. and E. G. Peckham, Additional observations on sexual selection in spiders (Occas. Papers Nat. Hist. Soc. Wisconsin, vol. 1. 1890), wo der höheren Vitalität der Männchen als gestaltendem Prinzip überhaupt jegliche Wirksamkeit abgesprochen wird.
[59] Chr. L. Brehm. Die Zeichnung der Kehle steht bei den Vögeln gewöhnlich mit ihrem Gesang in Beziehung. Naumannia. Jahrg. 1855.
[60] P. Kammerer. Bastardierung von Flußbarsch und Kaulbarsch. Arch. Entw.mech. Bd. 23. 1907.

[61] C. D. Reeves. The breeding habits of the rainbow darter (Etheostoma coeruleum). Biol. Bull. vol. 14. 1908.
[62] Augassin und Nicolette. Neu nach der Handschrift von H. Suchier. 3. Aufl. Paderborn 1889.
[63] R. Schidlof. Das Sexualleben der Australier und Ozeanier. Leipzig 1908.
[64] R. Parkinson. Dreißig Jahre in der Südsee. Stuttgart 1907.
[65] G. Schweinfurth. Im Herzen von Afrika. 1874. Weiteres Material ferner zitiert bei: O. Stoll. Das Geschlechtsleben in der Völkerpsychologie. Leipzig 1908.
[66] R. Blanchard. Étude sur la stéatopygie et le tablier des femmes boschimanes. Bull. Soc. Zool. France. vol. 8. 1883.
Virchow. Über die in Berlin befindlichen Buschmänner. Ztschr. Ethnol. Bd. 18. 1886.
R. Hartmann. Über Fettsteißbildung beim Menschen usw. Ztschr. Ethnol. Bd. 23. 1891.
H. Friedenthal. Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen. Lief. 5. Sonderformen der menschlichen Leibesbildung. Jena 1910.
Atgier. Un cas de stéatopygie en France. Bull. et Mém. Soc. Anthropol. Paris. 6. sér. tome 3. 1912.
[67] G. Révoil. Notes d'archéologie et d'ethnographie recueillies dans le Somal. Revue d'Ethnographie. tome 1. 1882.
[68] E. Piette. La station de Brassempouy et les statuettes humaines de la période glyptique. L'Anthropologie. tome 6. 1895.
S. Reinach. Statuette de femme nue découverte dans une des grottes de Menton. L'Anthropologie. tome 9. 1898.
R. Paribeni. La steatopigia in figurine preistoriche e storiche. Bull. di Paletnologia Italiana. 4. ser. tomo 4. 1908.
M. Hoernes. Urgeschichte der bildenden Kunst in Europa. Wien 1915.
[69] Vollbrecht. Der künstlich verstümmelte Chinesenfuß. Fortschr. auf dem Gebiete der Röntgenstrahlen. Bd. 4. 1900.
C. H. Stratz. Die Frauenkleidung und ihre natürliche Entwicklung. 3. Aufl. 1904.
H. Virchow. Weitere Mitteilungen über Füße bei Chinesinnen. Ztschr. Ethnol. Jahrg. 37. 1905.
K. Hasebe. Der verkrüppelte Fuß der Chinesinnen. Ztschr. Morphol. Anthropol. Bd. 14. 1912.
[70] H. Friedenthal. Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen. Lief. 2. Das Dauerhaarkleid. Jena 1908.
[71] H. Friedenthal, zit. in [66].
[72] Abgebildet bei: H. Ploss und M. Bartels, zit. in [74] (Fig. 311), oder bei: R. Muther. Geschichte der Malerei. Bd. 2. Leipzig 1909. (S. 25.)
[73] Hie hept sich an das buch vnd leben des hochberümeten fabeltichters Esopi. Gedruckt bei Günther Zainer zu Augsburg um 1475. (Neu herausgegeben von Albert Schramm. Potsdam 1921.)
[74] Weiteres Material hierfür findet sich bei H. Ploss und M. Bartels. Das Weib in der Natur- und Völkerkunde. 7. Aufl. Bd. 1. Berlin 1902; sowie bei O. Stoll, zit. in [65].
[75] R. Neuhauss. Deutsch Neu-Guinea. Berlin 1911.
[76] W. von Reichenau. Ursprung der sekundären männlichen Geschlechtscharaktere, insbesondere bei den Blatthornkäfern. Kosmos. Bd. 10. 1881/82.
A. Lameere, zit. in [4].
[77] A. S. Pearse. Habits of fiddler crabs. Annual Rep. Smiths. Inst. for 1913. Washington 1914.
[78] A. Handlirsch. Stridulationsorgane bei den Rhynchoten. Annal. Naturhist. Hofmus. Wien. Bd. 15. 1900.
[79] Ähnliche Gedanken finden sich bei: Th. H. Morgan, zit. in [52].
[80] V. Häcker. Der Gesang der Vögel. Jena 1900.
D. Dewar and F. Finn, zit. in [15].
[81] K. Kraepelin. Die sekundären Geschlechtscharaktere der Skorpione, Pedipalpen und Solifugen. 2. Beiheft zum Jahrb. Hamburger wiss. Anstalten. XXV. 1908.
[82] Ich gebe zum Schlusse eine Zusammenstellung wesentlicher derartiger Literatur:
Zunächst nenne ich nochmals die bereits zitierten Werke von: W. von Reichenau (1881/82, zit. in [76]), J. Stolzmann (1885, zit. in [7]), P. Geddes and A. Thomson (1889, zit. in [37]), A. R. Wallace (1891, zit. in [57]), V. Häcker (1900, zit. in [80]), Th. H. Morgan (1903, zit. in [52]), A. Lameere (1904, zit. in [4]), K. Guenther (1905, zit. in [9]), K. Möbius (1906, zit. in [24]), K. Groos (1907, zit. in [22]), D. Dewar and F. Finn (1909, zit. in [15]), C. L. Morgan (1909, zit. in [16]), L. Plate (1913, zit. in [1]).
Und ferner des weiteren noch:
A. Wigand. Der Darwinismus und die Naturforschung Newtons und Cuviers. Bd. 1. Braunschweig 1874.
L. Kerschner. Zur Zeichnung der Vogelfeder. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 44. 1886.
R. J. Pocock. Sexual selection in spiders. Nature. vol. 42. 1890.
J. Th. Gulick. Divergent evolution and the Darwinian theory. Americ. Journ. Sci. 3. ser. vol. 39. 1890.
Intensive segregation etc. Journ. Linn. Soc. London. Zool. vol. 23. 1891.

G. J. Romanes. Darwin und nach Darwin. Bd. 1. Leipzig 1892.
W. H. Hudson. The Naturalist in La Plata. London 1892.
Ch. A. Keeler. Evolution of the colors of North American land birds. Occasion. Papers California Acad. Sci. vol. 3. 1893.
G. N. Douglas. On the Darwinian hypothesis of sexual selection. Natural Science. vol. 7. 1895.
Th. Eimer. Die Entstehung der Arten. II. Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig 1897.
J. T. Cunningham. Sexual dimorphism in the animal kingdom. London 1900.
E. T. Brewster. Variation and sexual selection in man. Proc. Boston Soc. Natur. Hist. vol. 29. 1901.
A. Weismann. Vorträge über Descendenztheorie. Bd. 1. Jena 1902.
A. Ghigi. Contribuzioni alla biologia ed alla sistematica dei Phasianidae. Archivio Zool. vol. 1. Napoli 1903.
— Caratteri sessuali secondari in alcuni uccelli. Rendic. Accad. Sc. Ist. Bologna. N. S. vol. 12. 1908.
Th. H. Montgomery. Courtship and secondary sexual characters of Araneads. Americ. Natural. vol. 44. 1910.
K. C. Schneider. Einführung in die Descendenztheorie. 2. Aufl. Jena 1911.
N. G. Lebedinsky. Darwins geschlechtliche Zuchtwahl und ihre arterhaltende Bedeutung. Basel 1918.
S. Becher. Flügelfärbung der Kolibris und geschlechtliche Zuchtwahl. Anat. Hefte. Bd. 57. 1919.

Sachregister

Abdominalia (Cirripedia), Zwergmännchen 667 f.
Abia 368.
Abortiveier als Nährzellen 620.
Abraliopsis 155.
Abramis 113, 334.
Acanthias 175, 608.
Acanthis 766.
Acanthocephalen, männliches Haftorgan 305.
— Begattungszeichen 276.
Acanthopsole 204.
Acarina, Begattung 196, 284.
- Begattungsgang 196.
selbständige weibliche Begattungswege 284.
- Brutpflege 607.
— Frühreife 707.
männliche Greiffüße 312.
Haftscheiben 313.
- männliche Kopulationssaugnäpfe 332.
Verkümmerung der Männchen 662.
Penis 196.
männlicher Polymorphismus 697 f.
Accipiter 723.
Acentropus 690.
Acera 94.
Acerus 418.
Acherontia 406.
Achselhöhlenorgan des Menschen und der Anthropoiden 390.
Acineta 707.
Aciptilia 409, 412, 738.
Acmaea 113.
Acomus 728.
Acraea 277.
Acrididae, Eiablage 503.
- Penis 199.
- Stridulationsorgane 421 ff.
- Titillator 200.
Acroceridae, Männchenaugen 369.
Acrorhynchus 75.
Acrosoma 143, 727 f.
Actaeon 203.
Actinophrys 3.
Actinosphaerium 3.
Aculeata (Hymenopteren) 519.
Addax 730.
Addissonia 202.
Adeciduaten 630.
— Embryotrophe 621.
Adelidae, weiblicher Begattungsweg 285.
Adopaea 412.
Adoxus 679.
Aëdes 226.
Aegirus 204.
Aegocera 417.
Aepyceros 703, 730.
Aeschna 146, 148, 306, 444, 694.
Aeschnidae, männlicher Greifapparat 306.
— Ovipositor 509.
Affen, Begattung 258.
Agama 438, 773.
Agamen, männliche Klammerorgane 326.
Agaristidae, sexuelles Stridulationsorgan der Männchen 417.
Agastra 31.
Agelena 141.
Ageronia 418.
Aglaeactis 736.
Aglaophenia 39.
Aglia 365, 396.
Agriolimax 84, 93, 345 f.
Agrion 146, 148, 444.
Agrionidae, männlicher Greifapparat 306.
- Ovipositor 509.
Agrotis 372, 396.
Agyrtia 736.
Ailanthus, sexueller Dimorphismus 41.
Aktinien, Brutpflege 558, 567.
— — in polaren Gebieten 582.
Albugo 23.
Alburnus 113.
Alcedo 387, 736.
Alces 373, 496.
Alcippe 67, 69, 667 ff.
Alcyonium 112.
Alcyonariae, Brutpflege 532.
— Gonochorismus 43.
Alyconidium 533, 578.
Algen, Fortpflanzung 14 ff.
— Entleerung der Geschlechtszellen 106.
Algiroides 438.
Alken, Geschlechtsabzeichen zur Paarungszeit 440 f.
Allantochorionplazenta der höheren Säugetiere 627 ff.
— von Seps 626.
Allantoide Plazenta der Beuteltiere 627.
Allantonema 58, 104.
Allolobophora 123.
Alma 330.
Alpheidae, männliche Greiffüße 310.
Alpheus 160, 542.
Alveolus des Spinnentasters 140.
Alytes 121, 329, 538 f., 711.
Amaroecium 633.
Amblyopsis 570.
Amblystoma 125, 711 f.
Ameisen, Begattung 225.
Amia 460, 526.
Ammoniten, Brutpflege 530.
Ammophila 519.
Ammothea 541.
Ampharthrandria, Greiforgane 319.
Amphibolurus 372.
Amphicora 47.
Amphiglena 47.
Amphigonie 1.
Amphioxus 757.
Amphipneustes 557.
Amphipoda, Brutpflege 553.
Geschlechtererkennung 377.
- Geschlechtsfarben 443.
- männliche Greiffüße 309.
Hermaphroditismus 54.
Polymorphismus der Männchen 705.

Amphipoda, stärkere Reaktionsfähigkeit der Männchen 372.
— männliche Spürantennen 362.
Amphiporus 769.
Amphitragulus 489.
Amphiuma 528, 713.
Amphiura 49, 574, 600.
Amphogona 45.
Ampallang der Bewohner von Borneo 342.
Ampullaria 202, 203.
Ampullen des Samenleiters der Säugetiere 258.
Amussium 48, 72.
Anableps 166f., 619, 622.
Anabolia 297.
Analges 311f., 697.
Analdrüsen der Raubtiere 389.
Analklappen der Männchen bei Limnophiliden 299.
Analorgane der Lacertilier 326.
Analsäcke der Schlangen 386.
Anangaranga des Kalyanamalla 262.
Anaperus 344.
Anaphothrips 679, 688.
Anapta 50.
Anatidae, Pauken und Labyrinthe des Stimmorgans 429.
Anatina 48.
Anas 230ff., 372, 439, 471, 738.
Anchialus 554.
Anchorella 649, 666.
Ancylus 94.
Andrena 270, 318, 485, 583f.
Androspore 21.
Anergates 741.
Angiostomum 58, 104.
Anguilla 682.
Anguis 229, 610, 626, 720.
Anilocra 51.
Anisoptera, Ovipositor 509.
— Gonopodium 146ff.
Annamiten, Penis 271.
Annamitin, Vagina 265.
Annelides, Brutpflege 638f.
— Farbenwirkung der Gonaden 437.
— larvale Frühreife 707.
— Genitalborsten 308.
— Geschlechtsabzeichen der epitoken Generation 439.
Anniella 612.
Annulus ventralis weiblicher Krebse 161.
Anodonta 48, 71, 112, 572, 679.
Anoestrum weiblicher Säugetiere 354.
Anolis 228.
Anopheles 225.
Anopluren, Begattung 224.
Anser 233.
Anseranas 431, 738.
Antedon 111, 113, 531, 535.
Antheridien 18ff.
Anthidium 333, 583.
Anthobothrium 101, 283.
Anthomyia 371.
Anthophora 313, 314.
Anthozoen, Entleerung der Geschlechtszellen 112.
Anthropoiden, Achselhöhlenorgan 390.
Anthropopithecus 241, 260, 390, 481.
Antidorcas 730.
Antilocapra 497, 498.
Antilope 730.
Antilopen, Begattung 257.
— Penis 242, 243.
— Tränengruben 392.
— Übertragung der Hörner auf Weibchen 730.
Antispadix von Nautilus 156.
Anura, Begattung 117f., 122.
— männliche Brunstschwielen 328ff.
— Brunstwarzen der Weibchen 349.
— Brutpflege 532, 538ff., 546ff., 570.
— männliche Haftorgane 327ff.
— Hermaphroditismus 56.
— männliche Klammerfüße 328ff.
— Neotenie 711.
— Stimmapparat 426ff.
— männliche Wollustorgane 350.
Anuraea 291, 672f.
Anziehungskraft der Weibchen bei Copepoden 393.
— — — bei Insekten 393, 397.
Apatura 444.
Aphidae, Begattung 221.
— Ovarialträchtigkeit 617.
— Polymorphismus der Weibchen 688.
Aphidinae, Polymorphismus d. weiblichen Genitalapparates 685.
— Polymorphismus der Männchen 703.
— Rückbildung des Receptaculums parthenog. Weibchen 684.
Aphilothrix 679.
Aphis 703.
Aphlebia 403.
Apidae, Giftstachel 519ff.
— männliche Greiforgane 313, 318.
— männliche Haftorgane 333.
— Männchenaugen 368.
— Pollensammelapparate 583ff.
— Präponderanz d. weiblichen Geschlechts 725.
Apidae, Proterandrie 374.
— männliche Spürantennen 364.
— Vagina 264.
— Wachssekretion 525.
Apion 214.
Apis 219f., 279f., 313, 366ff. 520f., 525, 583ff., 688, 768.
Aplididae, Plazentabildung 633.
Aplysia 94.
Apogon 569.
Apollofalter, Begattungszeichen 277.
Appendicularien, Entleerung d. Geschlechtszellen 109.
— ihre Neotenie 713.
Apsilus 606.
Apteryx 233, 529.
Apus 54, 119, 309, 336, 543, 679.
Aquila 723.
Araneida, Begattung 141ff.
— Variabilität der Begattungsorgane 269.
— selbständige weibliche Begattungswege 284.
— Begattungszeichen 276, 280.
— Epigyne 143, 265.
— Geschlechtererkennung durch Tastsinne 378.
— Geschlechtsfarben 443.
— Gonopodium 138ff., 265.
— männliche Greiffüße 313.
— Lautorgane 415.
— Polymorphismus der Männchen 698.
— sexuelle Stridulationsorgane der Männchen 416.
— Zwergmännchen 660.
Araukaner, Geskel 342.
Archelix 344.
Archiascidia 632f.
Architermes 714.
Archon 700.
Archonias 726.
Ardea 234.
Areae scroti der Anlage des Hodensackes der Säugetiere 468.
Areola der weiblichen Brust 590.
Aretino (Dichtungen) 262.
Argenna 276.
Argiope 559.
Argiva 417.
Argonauta 154f., 158, 530, 661.
Argonautidae, Begattungsorgane 153ff.
Argusianus 450, 457.
Argynnis 396.
Arion 102, 186ff., 188, 375, 383.
Arius 568f.
Arrhenurus 303.
Artbastarde von Biston 717.
— von Fasanenvögeln 718.

Artemia 322, 603, 679.
Artemis der Epheser, ihre Vielbrüstigkeit 597.
Arthroleptis 330, 540.
Artiodactyle Huftiere, Eichel 245.
— — Scrotum 470, 473.
— — Penis 241 ff.
Artkreuzungen bei Insekten 372.
— bei Reptilien 372.
— bei Säugetieren 373.
— bei Vögeln 372.
Arvicola 339.
Ascidiae, Brutpflege 567 f., 603.
— Selbstbefruchtung 104 f.
Ascidiocolidae, Brutpflege 566.
Ascodipteron 651 f.
Ascopodaria 602.
Ascothoracidae, Gonochorismus 67.
Ascus der Pilze 23.
Asellus 164, 553.
Aspergillum 48.
Aspidiotus 617.
Aspidocephalus 176.
Aspidochiroten 50.
Asplanchna 606, 684, 685.
Aspredo 552, 602.
Astacidae, Abdominalbeine männlichen Charakters an Weibchen 760 f.
— überzählige Geschlechtsöffnungen 760.
Astacus 54, 160 f., 760.
Asteracanthion 442.
Asterias 49, 624.
Asterina 49, 113, 442.
Asteroidea, Begattung 113.
— Brutpflege 531, 535, 544 f., 567, 601.
— Hermaphroditismus 49.
Astrophyton 113.
Astur 723.
Astylosternus 349.
Atalophlebia 683.
Ateles 749 f.
Athanas 310.
Atlanta 332.
Atoker Zustand der Polychaeten 357.
Atractocerus 733.
Atractonema 654.
Attelabus 372.
Attidae, Bewerbungsvorgänge 458.
Geschlechtsabzeichen der Männchen 449.
Geschlechtsfarben 443.
männliche Greiforgane 318.
Schaustellungen der Männchen 452 ff.
Wahl der Weibchen 766.
Atylus 368.
Augen männlicher Dipteren 368 f.
Augen männlicher Ephemeriden 370.
— — Gammariden 368.
— — Hymenopteren 368.
Augsprosse des Geweihs der Hirsche 495 f.
Aulastomum 185, 292.
Aulax 679.
Auricula 77.
Australier, Bartwuchs 452.
— Brunstperioden 353.
— Eheverbote 374.
— Peniszierrate 478.
Autogamie 1.
Autolytus 357, 361, 639.
Aves, Artkreuzungen 372.
— Bebrütung der Eier 529.
Begattung 183 ff., 234.
Brutflecke 529.
— Brütorgan 529.
Flügelsporen 488.
Gattenwahl der Weibchen 766.
— Geschlechtsabzeichen der Männchen 448, 450, 458.
— zur Paarungszeit 440 ff.
— Geschlechtserregung durch Schnäbeln 381.
— Geschlechtsfarben 444 f., 774.
— Hochzeitskleider der Männchen 439.
— Hodenvergrößerung zur Brunstzeit 471.
— Homosexualität 372.
— sexuelle Verschiedenheiten im Irispigment 774.
— Paarungsruf 434.
— Penis 229 ff.
— Präponderanz d. Männchen 720.
— — d. weiblichen Geschlechts 723.
— Riechstoffe der Bürzeldrüse 386 f.
— Schaustellungen der Männchen 457.
— Sporen der Männchen 487.
— Stimmorgane 428 ff.
— Trachealschlingen 430 f.
— Übertragung männlichen Schmucks auf Weibchen 735 f.
— — männl. Stimmorgane auf Weibchen 738 f.
Axolotl 126.
— Neotenie 711 f.

Babirussa 486.
Bacillus 679.
Baduwis, Inzucht 374.
Bären, Penis 241.
Baëtis 298, 370, 455.
Balaenoptera 245.
Balanidae 69.
Balanoglossus 109.
Balanus 195.
Balearica 736.
Bambusicola 728.
Banks, seine Erklärung sexueller Ornamente 776.
Barbus 334.
Bartbildungen männlicher Affen 451.
— des Menschen 451.
Bast des Geweihes der Hirsche 493.
Bataks, Inzucht 374.
Bathippus 318.
Bathyporeia 361, 705.
Bathysciadium 48, 72.
Batrachospermum 25.
Battaker, künstliche Reizvorrichtungen am Penis 343.
Batz-Gemeinde, Inzucht 374.
Bauchsammler bei Bienen 583.
Bdellorhynchus 697 f.
Bdellostoma 55, 530.
Bebrüten der Eier bei Vögeln 529.
Beckenform der Geschlechter bei den Säugetieren 615 f.
Begattung bei Acarinen 284.
— Acera 94.
— Acmaea 113.
— Affen 258.
— Alytes 121.
— Ameisen 225.
— Anableps 167.
— Ancylus 94.
— Anopluren 224.
— Antilopen 257.
— Anuren 117 f., 122.
— Aphiden 221.
Aplysia 95.
Apus 119.
Araneiden 141 ff.
Argonautiden 155.
Arion 186 ff.
Arrhenurus 303.
Astacus 160, 161.
Aulastomum 292.
Bären 257.
der Bettwanze 286.
Bienen 222.
— Bittacus 224.
— Blindschleichen 229.
— Blutegeln 292 f.
Boreus 224.
Bothromesostoma 95.
Branchipus 322.
— Cambarus 159.
Cephalopoden 151 ff.
— — Cestoden 100, 290 f.
— — Cirripedien 195.
Cladoceren 121, 195.
Clinus 206.
Clione 96.
— Clunio 359.
— Collembolen 130.
— Conopiden 281 f.
— — Copepoden 132 ff.

Begattung bei Crinoiden 113.
— — Cyprinodontiden 165ff.
— — Cypselus 184.
— — Diemyctylus 325.
— — Diestrammena 179.
— — — Dinophilus 292.
— — — Dioicocestus 290.
— — Diplopoden 135ff.
Diplozoon 307.
— — — Dipteren 222, 225f.
— — — Distomeen 307.
— — — Dytiscus 207ff.
— Echidna 258.
Eidechsen 228.
— dem Elefanten 259
— — Elysia 96.
— — Enchytraeus 194.
— — Eolis 96.
— Ephemeriden 225, 298.
— — Erdmolchen 126.
— — Estheria 311.
— — Euproctus 170.
— Federmilben 197.
— — Fledermäusen 259f.
— — Flöhen 224f.
— Flohkrebsen 120.
— — Forficula 200.
— — Galathea 161.
— — Gamasiden 131.
— Glomeris 130.
— — Glossosiphonia 292f.
— — Gordius 185.
— — Grylliden 178ff.
— — Gryllotalpa 179.
— — Gryllus 179.
— — Haifischen 171ff.
— — Haliaëtus 184.
— Hatteria 226.
— der Hausente 231f.
— — Helix pomatia 189.
— Hemiclepsis 293.
— — Hemipteren 222.
— — Hirschen 257.
— — Hirudo 292.
— — Histriobdelliden 292.
— — Homarus 162.
— — der Honigbiene 220, 225, 279f.
— Hunden 278f.
— — Hydrachniden 131f.
— — Ichthyobdelliden 292f.
— — dem Igel 258.
— — Ixodes 129.
— — Käfern 214, 221, 222.
— Känguruhs 257.
— — Kamelen 258.
— Katzen 258, 347.
— Kieferegeln 186.
— Klapperschlangen 229.
— Krallenaffen 258.
— der Kreuzotter 229.
— Krokodilen 236.
— Lepidopteren 301.
— — Leptoceriden 225.
— — den Libellen 147ff.
— — Limax maximus 189f.
Begattung bei Limnaeus 95.
— — Limnophiliden 299.
— Lina populi 212.
Liogryllus 178.
— Locusta 180.
— Locustiden 178ff.
— dem Löwen 259.
— Loligo 151, 157.
Lophobranchiern 116.
— Macropus 290.
— Mallophagen 224, 322.
— — Megapterna 170.
Melolontha 214ff.
dem Menschen 260ff., 274.
— — — Menschenaffen 260.
— Microphthalmus 193.
Milben 196.
— — Nematoden 176, 178.
Nemertinen 112f.
— Nemobius 179.
— Nephelis 292.
— Octopus 152, 158.
— — — Oecanthus 179.
— — Opisthobranchiern 96, 204, 284.
— — Orthonectiden 119.
— — Paguriden 161.
— — Palaemon 161.
— — Pantopoden 113.
— — Papageien 185.
— — Penaeiden 162.
— — Perliden 182, 360.
— Petromyzon 170.
— — Phalangium 199.
— — Phaneroptera 179f.
Podicipes 184.
— — Polychaeten 123.
— — Polydesmiden 137.
Polystomum 307.
— Prosobranchiern 202.
— — Pseudoskorpionen 127.
Pteropoden 96.
— — Regenwürmern 123.
— — der Ringelnatter 229.
— — Robben 259.
— — Rotatorien 291.
— — — Rüsselegeln 292.
— Saccocirrus 192.
Saccogaster 205.
— — Säugetieren 257ff., 324.
— Salamandern 116.
— — Schildkröten 236.
— Schlangen 229.
Schlangensternen 113.
— Schmetterlingen 223.
— dem Schwein 257.
— Seesternen 113.
— Sepiola 158, 308.
— Sminthuriden 321.
— Squilla 195.
— Stachelschweinen 258.
— Strongyliden 177.
— Strudelwürmern 96.
— der Stubenfliege 281.
— — Tagfaltern 225.
Begattung bei Taschenkrebsen 163.
— Teleostiern 113ff., 169.
— Termiten 121, 200.
— Thynniden 359.
— Trichina 178, 185.
— Trichopteren 225.
— — Trichothrips 221.
— Turbellarien 291.
Viverriden 258.
— Vögeln 183ff., 234.
— Walen 259.
— — Walzenspinnen 130.
der Wanderheuschrecke 200.
— — Wassersalamandern 125f., 170.
— — Wasserwanzen 222.
— — Wiederkäuern 257.
— — Xiphosuren 113.
— — Zoarces 169.
— einseitige, bei Opisthobranchiern 94, 95.
— — — — Zwittertieren 93, 94.
— mit Kettenbildung bei Limnaeus 95.
— — — Opisthobranchiern 95.
— wechselseitige, bei Blutegeln 99.
— — — Planarien 98.
— — Regenwürmern 99.
— — — Strudelwürmern 97.
— — — Trematoden 97.
— — — der Weinbergschnecke 98.
— — — Zwittertieren 95ff.
Begattungsgang bei Prosobranchiern 79.
Begattungsglied s. Penis.
Begattungsorgan der Gymnophionen 226.
Begattungsorgane der Beuteltiere 249.
— — männlichen Hauskatze 251.
— des Hengstes 253ff.
— der Monotremen 249.
— weibliche, der Säugetiere 272ff.
— des männlichen Stachelschweines 250.
der Wiederkäuer 256.
—, ihre Variabilität bei Eichhörnchen 270.
— — bei Fledermäusen 270.
— — — Insekten 268, 269.
— — — Landplanarien 269.
— — — dem Menschen 271, 272.
— — bei Nagetieren 270.
— — — Spinnen 269.
Begattungstasche bei Cimex 286.
Begattungswege, selbständige weibliche 283ff.

Begattungszeichen 276ff.
— bei Lacerta 330.
Begonien, Dimorphismus der Blüten 40.
Beinsammler bei Bienen 583.
Belostomidae, Brutpflege 537.
Berthella 204.
Bewerbung und sexuelle Ornamente 783.
Bibergeil des Bibers 387.
Bibergeilsäcke des Bibers 387.
Bibioniden, Männchenaugen 369.
Bibos 731.
Bidderscher Organ 57.
Bilharzia 62, 71, 335.
Bilharziella 63, 335.
Biston 372, 717.
Bittacus 224.
Biziura 432.
Blabera 604.
Blaps 404.
Blastophaga 360, 662f.
Blastostyle, sexuelle Differenzierung 38.
Blattidae, Brutpflege 603, 604.
— Duftdrüsen der Männchen 402f.
— Hermaphroditismus 55.
— Legeapparat 507.
— Penis 199.
Blennius 528.
Blepharocera 733.
Blepharoceridae, Übertragung männlicher Doppelaugen auf Weibchen 733.
Blüte, sexueller Dimorphismus 40.
Blutegel, wechselseitige Begattung 99.
Boidae, Brutpflege 527, 529.
Bolina 709f.
Bombinator 117, 427.
Bombus 270, 526, 585, 688, 766.
Bombylidae, Männchenaugen 369.
Bombyx 222, 395, 766.
Bonellia 675ff., 718.
Bongoweiber, ihre Fettleibigkeit 778.
Bopyridae, Brutpflege 554ff.
— Zwergmännchen 663f.
Boreus 224, 357, 739.
Bororo, Penisstulpe 477.
Bos 243, 258, 263, 264, 274, 353, 354, 373, 413, 470, 473, 475, 499, 592, 593, 595, 720, 731, 742, 756.
Boselaphus 730.
Bostrychidae, Übertragung von Weibchencharakteren auf Männchen 739f.
Bostrychopsis 739.
Botaurus 433.
Bothriocephalus 287.
Bothrioplana 102.
Bothromesostoma 638.
Botrylliden 36.
Bowerbankia 578.
Box 55.
Brachionus 533, 676.
Brachiopoda, Brutpflege 559.
— Entleerung der Geschlechtszellen 111.
— Farbenwirkung der Gonaden 437.
Brachyura, Begattung 163.
— Begattungsorgane 194.
— Brutpflege 543.
— Geschlechtsfarben 443.
— Gonopodium 163.
— sexuelle Kämpfe der Männchen 485.
— Schaustellungen der Männchen 452.
Bradynema 58.
Bradypodidae, Hodenlagerung 469.
— Tragen der Jungen 532.
Bradyporus 421.
Braguette europäischer Kulturvölker 479.
Branchipodidae, männliche Greifantennen 322.
— männliche Stirnfortsätze 331.
Branchipus 295f., 322, 603. 611.
Braun, sein Erklärungsversuch der Bedeutung sexueller Ornamente 765.
Brehm, seine Erklärung von Sexualfarben der Vögel 777.
Brüste des menschlichen Weibes als sexuelle Erregungsorgane 782.
Brütorgan der Vögel 529.
Brütorgane bei den Vorfahren der Säugetiere 561.
Brunst und Laktation 599.
Brunstcyklen bei Säugetieren 354.
Brunstdauer bei Säugetieren 353.
Brunstdrüsen der Kamele 390.
Brunstfeigen der Gemse 391.
Brunstgeruch männlicher Säugetiere 413.
— des Genitale weiblicher Säugetiere 413.
Brunstmerkmale weiblicher Affen 481.
Brunstperioden 352ff.
— der Säugetiere 352ff.
— wirbelloser Tiere 352.
Brunstschwielen männlicher Anuren 328ff.
Brunstwarzen weiblicher Frösche 349.
Brutbeutel s. Marsupium.
Brutfleck von Diomedea 561.
Brutflecke der Vögel 529.
Brutpflege bei Aktinien 558, 582.
— Alcyonarien 532.
— Alytes 538f.
— Amblyopsis 570.
— Ammoniten 530.
— Amphipoden 553.
— Amphiuma 528.
— Amphiura 600.
— Anneliden 638f.
— Antedon 531.
— Anuren 532, 538ff., 546ff., 570.
— Argonauta 530.
— Artemia 603.
— Ascidien 567f., 603.
— Ascidiocoliden 566.
— Asellus 553.
— Aspredo 552, 602.
— Asterias 624.
— Bdellostoma 530.
— Belostomiden 537.
— Beuteltieren 613.
— Blutegeln 530, 535.
— Bopyriden 554ff.
— Brachiopoden 559.
— Branchipus 603.
— ektoprokten Bryozoen 533, 578ff., 637.
— entoprokten Bryozoen 601f.
— Bugula 579f.
— Caprelliden 553.
— Chelifer 534.
— Chitonen 535.
— Cladoceren 563ff.
— Clepsinen 528, 535, 600.
— Clypeastriden 557.
— Copepoden 533.
— Cribrella 527.
— Crinoiden 531, 535.
— Cryptonisciden 556.
— Cumaceen 554.
— Cyclas 573.
— Cypraeen 527.
— Dajiden 555f.
— Daphniden 601.
— Desmognathus 538.
— Dipteren 604ff., 622.
— Echidna 560.
— Echinodermen 582.
— Einsiedlerkrebsen 543.
— Elasmostethus 527.
— Eleutheria 558.
— Embiotociden 608.
— Entonisciden 556f.
— pädogenetischen Fliegenlarven 643.
— Gnathia 640.
— Gymnophionen 527, 529, 608.
— Haifischen 608.
— Halopsyche 640.
— Hemipteren 532, 537.
— Heterodera 641.

Brutpflege bei Holothurien 535, 543, 544, 559, 606, 624, 637 f.
— — Hydropolypen 577 f.
— — Isopoden 553 ff., 559 f., 601 f.
— — Knochenfischen 528, 545 f., 549 ff., 568 ff.
— — Korallen 566.
— — dekapoden Krebsen 542 f.
— — Kurtus 545 f.
— — Lophobranchiern 549 ff., 602.
— — Lungenschnecken 606.
— — Lycosiden 531, 540.
— — Makropoden 568.
— — Micronereis 528.
— — Milben 607.
— — Monotremen 560 f.
— — Muscheln 571 ff., 601.
— — Myriothela 577 f.
— — Najaden 571 f.
— — Nebalia 554.
— — Nectophryne 610.
— — Nemertinen 638.
— — Nototrema 546 f., 624.
— — Nucula 535.
— — Octopus 528.
— — Onychophoren 607, 622.
— — Ophryotrocha 527.
— — Orthezia 534.
— — Ostrea 573.
— — Paludina 606.
— — Pantopoden 531, 540 f.
— — Periplaneta 603.
— — Pholcus 540.
— — Phoronis 533.
— — Phyllopoden 543.
— — Pipa 548 f., 602, 624.
— — Pisauriden 540.
— — Polychaeten 530, 536.
— — Prosobranchiern 603, 606.
— — Proteus 609.
— — Psolus 544.
— — Pupiparen 605, 623.
— — Pyrosomen 603.
— — Rädertieren 530, 533, 606.
— — Rhabditis 642.
— — Rhabdonema 642.
— — Rhinoderma 570, 602, 625.
— — Riesensalamandern 528.
— — Riesenschlangen 527, 529.
— — Rotifer 638.
— — Sagitella 540.
— — Säugetieren 532.
— — höheren Säugetieren 613 ff.
— — Salpen 603.
— — Schaben 603, 604.
— — Schildläusen 643 f.
— — Schizopoden 554.
Brutpflege bei Schlangensternen 531, 573 f.
— — Seeigeln 531, 535, 557.
— — Seesternen 531, 535, 544, 545, 567, 601.
— — Skorpionen 606.
— — Solenostoma 552.
— — Solifugen 606.
— — Sphaeriiden 573.
— — Sphaeromiden 559 f., 602.
— — Spirorbis 575 f.
— — Squilla 542.
— — Strepsipteren 640 f.
— — Synascidien 637.
— — Tachiniden 604.
— — Tarantuliden 540.
— — Tardigraden 530.
— Teredo 573.
— — Thysanopodiden 533.
— — Tjalfiella 567.
— der Trichine 606.
— — Tryphoninen 534.
— — Tunikaten 608.
— rhabdocoelen Turbellarien 638.
— Vermetus 530.
— — Zecken 537.
— im Bereiche eines Gametocytenträgers 2. Ordn. 577 ff.
— ihre Häufigkeit in polaren Gebieten 582.
Brutraum der Cladoceren 563.
— bei Copepoden 566.
— — Ostracoden 566.
Bryopsis 25.
Bryozoa, Brutpflege 533.
— Gonochorismus 59.
— Hermaphroditismus 59.
— geschlechtliche Konstitution 34, 36.
— Plazentabildung der phylactolaemen Ektoprokten 635 f.
— Selbstbefruchtung 104.
— Ursprung der Geschlechtszellen 37.
Bubalis 498 f., 730.
Bürzeldrüse der Vögel 387.
Bufo 57, 117, 118, 329, 427.
Bugula 104, 579 f.
Bulbochaete 21.
Bunodactis 112.
Bursa copulatrix 76.
Bursalbildungen der Nematoden 305.
Bursallappen der Strongyliden 176.
Bursaltaschen der Schlangensterne 573 f.
Buschmänner, Penis 271 f.
— Scrotum 473.
— Steatopygie der Weiber 778.
Butalis 268, 304.
Buthus 617.
Buxbaumia 26.
Bythotrephes 195, 563.
Cacatua 774.
Cairina 387, 429, 439.
Calaniden 134.
Caligus 533.
Callichthys 114, 526.
Callidina 673.
Callinectes 378, 443, 452.
Callionymus 114.
Calliphora 267, 611.
Callistochiton 112, 617.
Callithrix 258, 401.
Callorhinus 259, 616, 721.
Callosamia 397, 459, 767.
Calopterygidae, männlicher Greifapparat 306.
— Ovipositor 509.
Calopteryx 444, 508.
Calotermes 654.
Calotragus 392.
Calyptraea 48.
Cambarus 158 ff., 276, 377, 543, 704.
Cambridgea 415.
Camelus 390, 473, 628.
Campanularia 32.
Campsurus 370.
Canalis gynaecophorus von Bilharzia 62, 335.
Cancer 162, 378.
Canis 241, 245 ff., 248, 252, 258, 263, 270, 272 f., 278 f., 348, 353 ff., 389, 470, 592, 593, 599, 631, 742, 747, 755, 772.
Cantharidae, Begattung 222.
Canthocamptus 135, 320, 372, 533.
Canula am Gonopodium der Krebse 160.
Capitella 308, 530.
Capitellidae, Genitalhaken 308.
Capitomastus 308.
Capnia 183.
Capra 243, 272, 354, 373, 413, 473, 475, 499, 593, 599, 731, 742, 756.
Caprella 308.
Caprellidae, Brutpflege 553.
Capreolus 356, 490, 496, 730, 772.
Capromys 594.
Carabidae, Variabilität der Begattungsorgane 268.
— männliche Greiffüße 314.
Carabus 315.
Carcharias 173, 608, 626.
Carcinonemertes 113, 611.
Carcinus 378.
Carebara 689.
Cariacus 495.
Carinaria 332.
Carnivora, Analdrüsen 389.
— Embryotrophe 622.
— Penis 241.
— Plazenta 628.
— Scrotum 470, 473.
— Uterusform 614.

Carnivora, Vesicula prostatica 755.
— Zitzenbildung 590.
Carpocoris 221.
Carpodacus 442.
Castor 387, 748, 756.
Castoreum des Bibers 387.
Castrada 108.
Casuarius 233, 529.
Catasetum 40.
Catenula 104.
Catharsius 775.
Catocala 407.
Catopsilia 694.
Cavia 274f., 296, 339, 356, 471, 629, 770.
Cavicornia, Gehörnbildungen 497ff.
— Übertragung der Hörner auf Weibchen 730f.
Cebiden, Hymen 274.
Cenia 284.
Centetes 472, 592f.
Centetidae, Hodenlagerung 469.
— Kloake 250.
— Penis 246.
Centrina 173.
Centrolophus 56.
Centropagidae, Gonopodium 134.
— männliche Greifantennen 319ff.
Centrophorus 608, 621.
Centroptilum 369.
Cephalobus 678.
Cephalodiscus 33, 34.
Cephalophus 392, 498f., 730.
Cephalopoda, Begattung 151ff.
— männliche Greifarme 308.
— Hectocotylus 150ff.
— Homosexualität 372.
— Zwergmännchen 661.
Cepon 554f.
Cerambycidae, Eiablage 503.
— männliche Spürantennen 364.
Ceratocephale 107.
Ceratorhinus 241, 242.
Cercopithecus 474, 595.
Cercactis 112.
Cerianthus 43.
Cerianthiden 43.
Ceriodaphnia 361, 564.
Cervicapra 730.
Ceroptres 679.
Cervidae, männliches Begattungsglied 476.
- Geweihbildung 493ff.
– Übertragung des Geweihes auf Weibchen 730.
Hauerzähne der Männchen 488f.
— Tränengruben 392.
Cervulus 392, 489, 496, 730.
Cervus 243, 353f., 373, 413, 496f., 730.
Cestoden, Begattung 290f.
– weibliche Geschlechtswege 287.
sekundärer Gonochorismus 63.
Hermaphroditismus 59.
Selbstbegattung 101, 283.
Cetacea, Hodenlagerung 470.
— männlicher Mammarapparat 742.
— Milchaufnahme der Jungen 600.
— Uterusform 614.
— Walratbehälter der Männchen 659.
— Zitzenzahl 592.
Cetonien, Variabilität der Begattungsorgane 268.
„Chabins", chilenischer Tierzüchter 373.
Chalcosoma 447.
Chalicodoma 219, 583.
Chamaeleon 447, 736.
Characodon 619.
Charadrius 766.
Charax 55.
Chauna 488.
Chlamydomonas 5ff.
Chaetogaster 681.
Chaetognathen, Hermaphroditismus 59.
Chaetophorus 703f.
Cheilodipteridae, Maulbrutpflege 569.
Cheimatobia 657.
Cheiromeles 749.
Chelifer 381, 534.
Chelonia, Begattung 236.
— Clitoris 746, 752.
— Penis 234ff.
Chermes 611, 680, 688.
Chernes 126, 346.
Chilopoda, Penis 199.
Chilostomidae, Brutpflege 579f.
Chimabacche 657.
Chimaeren, Mixipodien 173f.
Sägeplatten 346.
männliches Stirnorgan 331.
Chimerina 440.
Chinesinnen, ihr künstlich verkleinerter Fuß 780f.
Chiridota 50, 606, 637.
Chirocephalus 322.
Chironomidae, Hochzeitstänze der Männchen 455.
sexuelle Singtöne 425.
Chironomus 371.
Chiroptera, Begattung 259f.
Variabilität der Begattungsorgane 270.
Clitoris 749f.
Descensus testiculorum 472.
- Duftdrüsen der Männchen 401f.
Chiroptera, Übertragung männlicher Duftorgane auf Weibchen 737.
- Eichel 339.
— Fortpflanzung 280.
Hoden und Brunstzeit 353.
Ovulation und Brunst 355.
- Penis 246, 251, 255.
- Penisknochen 340.
— Plazenta 628.
Präponderanz des weiblichen Geschlechts 725.
Scrotalbildung 469.
- Tragen der Jungen 532.
— Uterusform 614.
— Vaginalpfropf 280.
— männlicher Zitzenapparat 744.
— Zitzenlage 594.
— Zitzenzahl 592.
Chirotonetes 370.
Chitonen, Brutpflege 535.
— Entleerung d. Geschlechtszellen 110, 111, 112.
— Gonochorismus 47.
— Hermaphroditismus 47.
Chloëon 298, 618.
Chloeopsis 611.
Chlorophyceen 18.
Choiropithecus 481.
Chondracanthus 649.
Chondrostoma 334.
Chordeuma 135, 278.
Chordeumidae, Gonopodium 135ff.
Chorion der Säugetiere 628.
Chorioptes 707.
Chrysaora 46.
Chrysochloridae, Hodenlagerung 469.
Chrysochloris 250, 472, 593, 598.
Chrysoenas 444.
Chrysolophus 450, 457.
Chrysomela 618.
Chrysomelidae, Ovarialträchtigkeit 618.
Chrysomitris 586.
Chrysomonadinen 1.
Chrysophrys 55.
Chrysops 368.
Cicada 424.
Cicadidae, sexuelles Lautorgan der Männchen 424f.
- Ovipositor und Eiablage 509.
Cichlidae, Stirnbeule der Männchen 658.
— Maulbrutpflege 569.
Cicindelidae, männliche Greiffüße 314.
Cidaria 300.
Ciliacaea 602.
Cimbex 286, 318, 485.
Ciona 105.
Circus 723.

Cirolana 52.
Cirripedia, Begattung 195.
— Frühreife der Männchen 708.
— Geschlechtsverhältnisse 66ff.
— Hermaphroditismus 50.
— Penis 195.
— Selbstbegattung 101.
— Zwergmännchen 666ff.
Cladius 364, 510.
Cladobius 703.
Cladocera, Begattung 121.
— Brutpflege 563ff., 601.
— Ephippium 564f.
Cladodactyla 543.
Cladonema 45.
Clangula 429.
Clavellaria 318.
Clavularia, Brutpflege 532.
Clausilia 606.
Clepsinen, Brutpflege 528, 600.
Clinus 205.
Clione 96.
Clistomastus 108.
Clitellum der Oligochaeten u. Hirudineen 501f.
— der Regenwürmer 124.
Clitoris 746ff.
Clitorishypertrophie beim menschlichen Weibe 753.
Clitorisknochen 747f.
Clitoris als Wollustorgan 348.
Clunio 359, 658.
Clypeastridae, Brutpflege 557.
Coassus 495.
Cobus 730.
Cocciden, Brutpflege 643.
— Flügelausstattung d. Männchen 359.
Coccidium 9.
Cocculina 48, 72, 202, 203.
Coccus 617.
Coecilia 192, 608.
Coelogenys 296.
Coenopsammia 44.
Colella 567f.
Coleoptera, Artkreuzungen 372.
— Begattung 214, 221, 222. Begattungszeichen 277.
- Variabilität der Begattungsorgane 268.
- Duftdrüsen der Männchen 404. Gattenwahl der Weibchen 767. männliche Greiffüße 313ff.
- Männchenausfall 679.
- Ovarialträchtigkeit 618. Penis 210ff., 266f.
- männliche Spürantennen 364. Stridulationsorgane 418.
— Vagina 266f.
Colias 408, 409, 411, 412, 725.
Colibri 736.
Collembolen, Begattung 130.
Collocalia 524.
Collyriclum 60.
Colossendeis 541.
Colostrum der Säugetiere 599.
Columba 234.
— Kropfnahrung der Jungen 586.
Columnae rugarum b. menschlichen Weibe 346.
Colymbetes 315.
Comephoridae, Ovarialträchtigkeit 619.
— Reduktionen am Körper d. Geschlechtstiere 682.
Conceptacula von Fucus 20.
Confervaceen 1.
Conilera 52.
Conjugatae 4.
Connochaetes 730.
Conocephalus 180.
Conopidae, Begattung 281f.
Conops 282.
Conorhynchus 569.
Conuropsis 185.
Conus inguinalis des Scrotums der Säugetiere 467.
Copepoda, Anpassungen ihrer schmarotzenden Weibchen 648ff. Anziehungskraft der Weibchen 393.
- Begattung 132ff.
- selbständige weibliche Begattungswege 284. Brutpflege 533.
— Brutraum 566.
— sexuelle Duftstoffe der Weibchen 393.
- Erkennung der Geschlechter 377.
- Geschlechtsfarben 442.
— Gonopodium 132ff.
- männliche Greifantennen 319ff.
— männliche Greiffüße 309, 312, 318.
- Greiforgane 132ff.
— Homosexualität 372.
— Schwimmfüße der Männchen 357.
— Spermatophoren 132.
- Verkümmerung der Männchen 662.
— Zwergmännchen 664ff.
Cophotis 611.
Copilia 662.
Copromonas 4.
Corallium 112.
— Geschlechterverteilung 43.
Corbulae der Hydropolypen 39.
Cordulegaster 509.
Corduliidae, Ovipositor 509.
Cordylophora 32.
Coregonus 113.
Corixa 222, 416, 783.
Coronella 610, 720.
Coronulidae, Zwittrigkeit 69.
Corotoca 618.
Corvus 234.
Corycus 421, 733f.
Cosmetornis 451.
Cossus 393.
Cotinga 445.
Cottus 169.
Coturnix 487.
Crabronidae, Giftstachel 519ff.
Cracidae, Trachealschlingen d. Männchen 431.
Crax 229, 233, 431, 448.
Cremastermuskel des Hodensackes 465ff., 473.
Cremastersack des Hodensackes 466ff.
Crepidula 48, 89.
Cribrella 527.
Cricetus 339, 592.
Crinoidea, Begattung 113.
— Brutpflege 531, 535.
— Entleerung d. Geschlechtszellen 109, 111.
Crisia 37, 59.
Cristatella 636.
Crocodilia, Begattung 236.
— Clitoris 746, 752.
— Moschusdrüsen 385f.
— Moschusgeruch 385.
— Penis 234ff. Wollustorgane 348.
Crocodilus 234, 386, 610.
Croesus 679.
Crossogaster 703.
Crossoptilum 450, 736.
Crotalus 228f., 610.
Crustacea, Geschlechtsabzeich. der Männchen 449.
Cryptobranchus 116, 526, 713.
Cryptocellus 138.
Cryptochirus 661.
Cryptomonadinen 1.
Cryptoniscidae, Brutpflege 556.
— Zwergmännchen 663f.
Cryptophagidae, Begattung 222.
Cryptophialus 67, 69, 669f.
Cryptoprocta 751, 754.
Cryptorchismus beim Menschen 756.
Cryptorhynchus 418.
Cryptostemmatidae, Gonopodium 138.
Cryptothrips 688.
Crypturidae, Penis 229, 233.
Ctenophora, Dissogonie 709f.
— Hermaphroditismus 58.
Cucullia 394, 406.
Cucumaria 50, 82, 110f., 535, 559.
Culex 225, 425, 504.

Culicidae, divergente Ernährungsform der Geschlechter 646.
— Hochzeitstänze der Männchen 455.
— sexuelle Singtöne 425.
Cumaceae, Brutpflege 554.
— männliche Spürantennen 362.
Cunnilingus beim Menschen 413.
Curvipes 131.
Cutleria 25.
Cyanecula 445, 777.
Cyanerpes 445.
Cyclas 48, 573, 601.
Cyclomatus 775.
Cyclopidae, selbständige weibliche Begattungswege 284.
— männliche Greifantennen 319ff.
— Samenübertragung 135.
Cyclops 135, 319, 377, 534, 707.
Cyclostomen, Genitalporen 757.
— Hermaphroditismus 55.
Cyclostomidae, Penis 203.
Cygnus 233, 431, 739.
Cylindrocystis 4.
Cylindroecium 59, 637.
Cymatogaster 169, 619, 622, 624.
Cymbium 138.
Cymodoce 602.
Cymothoa 51, 80.
Cynipidae, Ovipositor u. Eiablage 514f.
— Männchenausfall 679.
— Polymorphismus der Legestachel 685.
— Rückbildung des Receptaculums parthenogenetischer Weibchen 684.
Cynips 514, 679.
Cynonycteris 744.
Cynopterus 744.
Cynoscion 426.
Cynthia 105, 111.
Cyphophthalmi, Penis 199.
Cypraea 527.
Cypridinidae, Brutraum 566.
Cyprinodontidae, Begattung 165ff.
· Gonopodium 164ff.
Maulbrutpflege 569.
Ovarialträchtigkeit 619.
· Trächtigkeitsfleck d. Weibchen 772.
Cyprinus 334.
Cyprogenia 572.
Cypselus 184.
Cystignathus 328.
Cypris 678.
Cystophora 448.

Dajaks, Ampallang 342.
Dajidae, Brutpflege 555f.
Dalyellia 269.
Dama 380, 496.
Damaliscus 730.
Damm der Säugetiere 249ff.
Danalia 91, 92.
Danaidae, Duftorgan der Männchen 410.
— Duftpinselapparate der Männchen 405.
Danais 405, 410f.
Daphnella 195, 563.
Daphnia 121, 361, 563ff.
Daphnidae, Begattung 195.
— Rotfärbung des Fettkörpers 772.
Geschlechtsfarben 442.
männliche Greiffüße 311.
Kleinheit der Männchen 660.
— Penis 195.
männliche Spürantennen 361.
Darwin, über Zwergmännchen der Cirripedien 69.
Darwins sexuelle Zuchtwahllehre 763ff.
Dasychira 394, 396.
Dasycladus 18.
Dasypus 255, 592.
Dasyurus 290, 466, 562, 595.
Deciduae der Säugetiere 630.
Deciduata (Säugetiere) 630.
— Embryotrophe 622.
Decticus 180, 423, 421.
Deilephila 406.
Dekapoda (Cephalopoden), Gonopodium 150ff.
Dekapode Krebse, Brutpflege 542f.
— — Eiablage 543.
— — Geschlechtererkennung 377.
— — Gonopodium 158ff.
— — Hermaphroditismus 51, 52, 54.
Delphine, Penis 244.
Dendrobates 532.
Dendrocephalus 331.
Dendrochirota, Zwittertum 50.
Dendrogaster 67, 708.
Dendrohyrax 390.
Dermatoryctes 313.
Dermestes 404.
Dero 681.
Derostoma 100, 108, 295.
Descensus testiculorum 466ff.
Desmidiaceen 5.
Desmognathus 538.
Detumeszenztrieb 337ff.
Dexodes 611.
Diaphanocephalus 176.
Diaptomus 132, 319, 320, 533.
Diaspinae, Brutpflege 644.
Diastylis 362.
Dichonia 406.
Dicoryne 36f.
Dicotyles 389.
Dictyna 141.
Dictyopteryx 182, 360, 703.
Didelphyidae, Brutbeutel 562.
— weibliche Genitalwege 289.
— männlicher Mammarapparat 745.
— Zitzenanordnung 593.
Didelphys 240, 353, 470, 532, 562, 589, 599f., 621, 631, 747.
Didemnidae, Brutpflege 637.
Didymozoon 60, 63.
Diemyctylus 125, 324, 399, 741.
Diestrammena 179, 182, 384.
Diglena 291.
Dilophus 368.
Dineura 679.
Dinoceras 500.
Dinophilus 292, 674f., 677.
Diocus 649, 666.
Dioecie 30.
— bei Tieren 36.
Dioicocestus 63, 290.
Diomedea 561.
Dionychopus 417.
Diphyes 36.
Diplodocus 248.
Diplogaster 64ff., 105, 374, 642, 678.
Diplopoda, Begattung 135ff.
Begattungszeichen 278.
Gonopoden 135ff.
Gonopodium 135ff.
männlicher Polymorphismus 701.
Spermatophore 136.
Diplosoma 637.
Diplosomidae, Brutpflege 637.
Diplozoon 307.
Dipnoer, Nestwache der Männchen 526.
Diptera, Begattung 222, 225f.
— Variabilität der Begattungsorgane 268.
Brutpflege 604ff., 622.
Eiablage 504.
· Fangflüge der Männchen 371.
— männlicher Greifapparat 301f.
— Hermaphroditismus 51.
Hochzeitstänze der Männchen 455.
— Hypopygium 301f.
· Inzucht 374.
Männchenaugen 368f.
Ovipositor 504.
pädogenetische Larven 643, 709.
Penis 267f.
· Tanzschwärme der Männchen 371.
— Vagina 267.
Discoarachne 541.

Dissemurus 736.
Dissogonie 709ff.
Distaplia 64, 567f.
Distomum 98, 101, 102, 287f.
Distomeen, Begattungsstellung 307.
— weibliche Begattungswege 287.
Distomidae, Brutpflege 567.
Ditrema 608, 610.
Dixippus 679.
Dochmius 176.
Dodecaceria 638.
Doliolum 85.
Domestikation und Brunst 353.
Donacia 372, 767.
Dorcatherium 488.
Doriopsilla 204.
Doriopsis 204.
Dorocidaris 110.
Doropygus 565.
Dorylinen, Giftstachel 521.
Dorylus 689.
Doryphorus 228.
Dottersackplazenta von Eidechsen 626.
— der Haifische 625f.
Dremotherium 489.
Dromaeus 233, 432.
Dromia 194.
Drosophila 374.
Ductus ejaculatorius 76.
Duftdrüse von Dicotyles 389.
— der Hyraciden 390.
— männlicher Blattiden 402f.
— — Fledermäuse 401f.
— — Käfer 404.
— sexuelle bei Krokodilen 385f.
— — — Säugetieren 387ff.
— weiblicher Schmetterlinge 394ff.
— bei Spitzmäusen 390.
— der Ziegen 391.
Dufthaare weiblicher Schmetterlinge 396.
Duftorgan männlicher Danaiden 410.
— — Hepialiden 407f.
— — Hesperiden 407, 410.
— — Neotropiden 410.
— — Papilioniden 410.
— — Noctuiden 406f.
— — Phryganiden 404.
— — Schmetterlinge 405ff.
— — Schwärmer 406.
Duftorgane, ihre Übertragung von Männchen auf Weibchen 737.
Duftpinselapparate der Danaiden und Euploeen 405.
Duftstoffe, sexuelle, der weiblichen Copepoden 393.
— — des männlichen Erdsalamanders 399.
Duftstoffe, sexuelle, der weiblichen Schmetterlinge 393.
— — der männlichen Wassersalamander 399.
Duftschuppen männlicher Tagfalter 408ff.
Dugesiella 378.
Dynastes 447, 775.
Dysdera 144.
Dysderidae, Gonopodium 139.
Dytiscidae, Eiablage 505.
— männliche Greiffüße 315f.
— Ovipositor 504f.
— Polymorphismus der Weibchen 695.
Dytiscus, 207ff., 277, 315ff., 505, 695.

Echidna 236f., 258, 343, 469, 560, 587f., 744, 747.
Echinocardium 110.
Echinodermata, Brutpflege in polaren Gebieten 582.
— Entleerung der Geschlechtszellen 110.
— Gonochorismus 48.
— Geschlechtsfarben 442.
Echinoidea, Brutpflege 531, 535, 557.
Echinomyia 604.
Echinorhynchus 305.
Eciton 689.
Eclectus 444, 774.
Ectodus 569.
Ectopsocus 679.
Edentata, Fehlen der Müllerschen Gänge bei Männchen 755.
Eheverbote menschlicher Gesellschaftsverbände 373f.
Eiablage der Acridiiden 503.
— — Blattwespen 510.
— — Cerambyciden 503.
— — Dytisciden 505.
— — Fliegen 504.
— — Gallwespen 514f.
— — Holzwespen 510.
— — dekapoden Krebse 543.
— — Libellen 509.
— — Locustiden 508.
— — Phalangiden 518.
— — Schlupfwespen 511ff.
— — Schmetterlinge 503.
— — Thripsiden 506.
Ejakulation des Samens 257, 275, 336.
— bei den Hunden 279.
Eichel 237ff.
— katarhiner Affen 338.
— der Beuteltiere 339.
— von Fledermäusen 339.
— der Halbaffen 339.
— des Hengstes 338.
— bei artiodactylen Huftieren 245.
Eichel beim Hunde 245.
— bei Hyänen 245.
— der Insektenfresser 339.
— bei Katzen 245, 338, 339.
— beim Menschen 238.
— der Nagetiere 339.
— beim Nashorn 338.
— des Orang-Utan 338.
— beim Pferde 245.
— bei Platanista 338.
— der Primaten 245.
— des Schnabeltiers 339.
— von Sciurus 270.
— der Zibethkatzen 339.
— Definition 245.
— Reibungswiderstände auf deren Oberfläche 338ff.
— Volumenvergrößerung während der Begattung 338.
— Wollustkörperchen 348.
Eierlegegang bei Prosobranchiern 79.
Eimer, seine Erklärung ornamentaler Sexualfarben 776.
Einhäusigkeit 30f.
Eissprosse des Geweihs der Hirsche 496.
Ektoprokte Bryozoen, Brutpflege 578ff., 637.
Elapheozygum 446.
Elaphodus 489.
Elasmobranchia, Brutpflege 608.
— Dottersackplazenta 625f.
— Embryotrophe 620f.
Elasmostethus 527.
Elateridae, Leuchtorgane 461f.
Eledone 308.
Elephas 255, 257, 259, 273, 352, 469, 592, 594, 614, 628, 631.
Eleutheria 45, 558.
Elysia 96, 283.
Embia 703.
Embiidae, männlicher Greifapparat 301.
Embiotocidae, Brutpflege 608.
— Ovarialträchtigkeit 619.
Embolus des Spinnengonopodiums 139.
Embryosack 29.
Embryotrophe 630.
— ovarialträchtiger Knochenfische 622.
— im Uterus der Wirbeltiere 620ff.
Empidae, Hochzeitstänze der Männchen 455f.
— Übertragung männlicher Doppelaugen auf Weibchen 733.
Empis 456, 458, 504, 766.
Enantiodrilus 75.
Enchytraeidae, Entleerung der Geschlechtszellen 108.
Enchytraeus 194.

Endobranchien (Muscheln) 571.
Endosperm 29.
Endrosa 417.
Enteroxenus 48.
Entleerung der Geschlechtszellen 106ff.
— — — bei Aktinien 112.
— — Algen 106.
— — Appendicularien 109.
— — Balanoglossus 109.
— — dem Bitterling 118.
— — Brachiopoden 111.
— — Chitonen 110, 111, 112.
— — Crinoiden 109, 111.
— — Echinodermen 110.
— — Enchytraeiden 108.
— — Eumesostominen 108.
— — Gobius 118.
— — Holothurien 110.
— — Hydra 107.
— — Hydromedusen 107.
— — Korallen 112.
— — Medusen 111.
— — marinen Muscheln 110, 112.
— — Nemertinen 109, 112.
— — Polychaeten 107, 110, 111.
— — Prosobranchiern 110, 111, 112.
— — Röhrenwürmern 112.
— — Spatangiden 110.
— — Teleostiern 110, 111.
— — Tubificiden 108.
— — Tunikaten 110, 111.
Entonoscidae, Begattungsorgan 195.
— Brutpflege 556f.
Entoprokte Bryozoen, Brutpflege 601f.
Gonochorismus 48.
Hermaphroditismus 48.
Entosiphon 48.
Eolis 96.
Eosphora 672.
Epeira 142, 144, 313, 378, 660.
Epeiridae, männliche Greiffüße 313.
Ephemera 370, 684.
Ephemeridae, Begattung 225, 298.
Ephemeridae, männliche Greiffüße 313.
— — Greifzangen 298.
— Hochzeitstänze der Männchen 455.
— Männchenaugen 370.
— Penis 200.
— Reduktionen am Körper der Geschlechtstiere 681.
— Abwerfen von Schwanzborsten 683f.
— Tanzschwärme der Männchen 371.
Ephialtes 511.
Ephippigera 180, 278.
Ephippium der Cladoceren 564f.
Ephydatia 42.
Epiactis 558.
Epichnopteryx 657.
Epigyne der Spinnenweibchen 143, 265, 284.
Epinephele 372, 725.
Epipygium am Ovipositor der Blattwespen 510.
epitoker Zustand der Polychaeten 357, 361.
Epizoanthus 44.
Epomophorus 401.
Epoophoron weiblicher Säugetiere 759.
Equus 241f., 245, 253ff., 263, 274, 336, 338, 354ff, 373, 413, 466, 470, 593, 628, 630, 631, 747.
Erdmolche, Begattung 126.
Erektion 256.
— des Penis der Eidechsen 228.
— — — Geckonen 229.
— — — Hausente 232.
— — — beim Menschen 238ff.
— — der Schlangen 228.
— — — Schnecken 191.
Eremobiinae, Stridulationsapparat 421.
Eresus 443.
Ergataner der Ameisen 740.
Ergatogyne Weibchen bei Ameisen 695.
ergatoide Ameisenmännchen 740.
ergatomorphe Ameisenmännchen 740.
Erinaceus 258, 469, 472, 592.
Eriocampa 679.
Eriocaulon 40.
Eriocnemis 736.
Erithacus 777.
Erodius 404.
Erregungsorgane, sexuelle 377.
Eskimos, Brunstperioden 353, 355.
Esox 113.
Estheria 310f., 543.
Etheostoma 114, 438, 777.
Eucharis 709.
Euchirus 775.
Euchlanis 672.
Euchloë 444, 736.
Eucera 364, 374.
Eucopella 31.
Eudendrium 46.
Eudorina 15.
Euglenaceen 1.
Eulimidae, Zwittertum 48.
Eumeninae, Geschlechtsabzeichen der Männchen 446.
Eumesostomidae, Entleerung der Geschlechtszellen 108.
— Selbstbefruchtung 102.
Eunectes 720.
Eunice 107.
Euophrys 453, 454.
Eupithecien, Variabilität der Begattungsorgane 269.
Euplocamus 204, 295.
Euploea 396, 405, 411.
Euploeen, Duftpinselapparate der Männchen 405.
Eupodotis 432f.
Eupomotis 526.
Euproctus 170, 330, 343.
Eurema 410.
Euryades 277.
Eurycnema 679.
Eurycus 277.
Eurycyde 541.
Eustegaster 604.
Euterbildungen der Huftiere 593.
Evadne 195, 563, 684, 709.
Eversionstypus der Säugetierzitze 589f.
Exobranchien (Muscheln) 572.
Exogamie der Australier 374.
Exogone 536.

Fangflüge männlicher Dipteren 371.
Farbensehen der Tiere 460.
Farne, Fortpflanzung 26, 28.
Fascia Cooperi des Hodensacks der Säugetiere 468.
Fasciolaria 620.
Fecampia 74.
Feigeninsekten, Flügelrückbildung bei Männchen 360.
— männlicher Polymorphismus 703.
— Verkrüppelung der Männchen 662f.
Felichthys 569.
Felis 273, 339, 347, 353, 355, 356, 373, 451, 473, 592, 720.
Femoralorgane der Lacertiden 325f.
— der Eidechsen, ihre Übertragung auf Weibchen 741.
Feronia 315.
Fettleibigkeit der Weiber primitiver Völker 778.

Fidonia 365.
Fiber 387.
Filistata 378.
Fischlurche, deren Stellung u. Deutung 713.
Floscularia 530, 673f.
Flabellum 44.
Flehmen der Hengste, Bullen und Böcke 413.
Flügelrückbildung bei männlichen Insekten 359f.
— männlicher Perliden 703.
— weiblicher Insekten 359, 658.
— weiblicher Schmetterlinge 656f.
Flügelsporen der Vögel 488.
Forberg (Antonio Panormita) 262.
Forficula 200, 700f.
Forficulidae, Penis 200.
Formicidae, Abwerfen der Flügel bei den Geschlechtstieren 683.
– Giftstachel 521.
– sexuelle Differenzen des Gehirns 769.
– Männchenaugen 368.
— Polymorphismus der weiblichen Formen 689, 695.
— Übertragung von Weibchencharakteren auf Männchen 740.
Formicoxenus 740.
Fortpflanzung der Fledermäuse 280.
Fossoria, Proterandrie 374.
Fragarium 633.
Francolinus 487, 728.
Fratercula 441.
Fredericella 636.
Frettchen 356.
Freyana 332.
Fringilla 428, 445.
Fruchtknoten 29.
Frühreife 705ff.
— bei Annelidenlarven 707.
– bei männlichen Cirripedien 708.
bei Cyclops 707.
bei Evadne 709.
– bei Gordius 707.
– beim Menschen 705ff.
bei Milben 707.
pädogenetischer Fliegenlarven 709.
bei Podon 709.
von Portunion 707.
— bei Pteropodenlarven 707.
— bei Pyrosomen 707.
– eines Sauginfusors 707.
Fucus 20, 25.
Fulica 234.
Fumea 657.
Fundulus 115, 333, 569, 724, 773.
Furcifer 496.

Gadus 56.
Gablergeweih der Hirsche 495.
Gärtnersche Gänge weiblicher Säugetiere 759.
Galago 339.
Galathea 161.
Galeichthys 569.
Galeodes 130, 606.
Galeopithecus 251.
Galera 248.
Gallinago 434.
Galloperdix 728.
Gallus 234, 372, 448, 450, 487, 728f., 736.
Gamasidae, Begattung 131.
Gamasus 312.
Gambusia 166.
Gametangien 18, 22.
Gameten 5ff.
Gametocyten 5ff.
Gametocytenträger 18ff.
— 2. Ordn. 28ff.
– – – bei Bryozoen 34.
– – – bei Hydrozoen 30ff.
– – – bei Korallen 33.
– – – bei Phanerogamen 28ff.
– – – bei Pterobranchiern 33.
– – – bei Synascidien 35.
– – – Brutpflege 577ff.
– – sexuelle Differenzierung 37ff.
– – – – – bei Pflanzen 40.
Gametophyt 26, 28, 33.
Gammaridae, Begattung 120.
— Männchenaugen 368.
— männliche Spürantennen 361.
Gammarus 120, 771.
Ganoiden, Nestwache d. Männchen 526.
Gasteracantha 727.
Gasteracanthidae, Präponderanz des weiblichen Geschlechts 727.
Gasterosteus 526.
Gastropoda, Homosexualität 372.
Gattenwahl der Weibchen bei der geschlechtlichen Zuchtwahl 765ff.
Gazella 499, 730.
Gebia 52.
Geburt bei Beuteltieren 290
Geckonen, männl. Klammerorgane 327.
Gehörnbildung der Cavicornia 497ff.
— bei Giraffen 490f.
Gehörnbildung von Okapia 491, 495.
— — Sivatherium 492.
Gehörnbildungen der Huftiere, ihre Übertragung auf Weibchen 730f.
Gelasimus 443, 449, 452, 485, 783.
Generationswechsel der Farne 28.
— bei Hydrozoen 30.
Genetta 388.
Genitalapparat bei Acoelen 73.
— weiblicher, der Beuteltiere 289f.
– der Cirripedien 66.
– bei Gastropoden 77ff.
– bei Rhabdocoelen 76.
– bei Tunicaten 74.
— der Weinbergschnecke 79.
Genitalborsten der Anneliden 308.
Genitalklappen s. Valven.
Gennaeus 488, 718, 766.
Geocoridae, Begattung 222.
Geonemertes 46, 81, 113, 638.
Geophagus 568ff., 658.
Gerüche, ihre biologische Bedeutung 385.
Geschlechtererkennung b. Amphipoden 377.
— bei Copepoden 377.
— bei dekapoden Krebsen 377.
— bei Schmetterlingen 459.
— bei Spinnen 378.
Geschlechterverteilung b. Coelenteraten 42.
— bei Hydra 42.
— bei Korallen 43.
— bei Schwämmen 42.
Geschlechtsabzeichen epitoker Anneliden 439.
— männlicher Insekten 446.
— männlicher Knochenfische 449.
– männlicher Krebstiere 449.
— männlicher Reptilien 447.
– – männlicher Springspinnen 449.
– männlicher Säugetiere 448, 451.
– – von Säugetieren zur Brunstzeit 441.
männlicher Vögel 439, 448, 450, 458.
von Vogelgeschlechtern zur Paarungszeit 440ff.
— männlicher Wassersalamander 438.
Geschlechtserkennungsmerkmale 377.
Geschlechtserregung b. Fischen durch Tastsinne 380.
– bei Pulmonaten 379.
bei Säugetieren durch Tastsinne 381.

Geschlechtserregung bei Vögeln durch Schnäbeln 381.
Geschlechtsfarben bei Anneliden 437.
— männlicher Amphibien 774.
— bei Brachiopoden 437.
— bei Copepoden 442.
— bei Daphniden 442.
— bei Echinodermen 442.
— männlicher Eidechsen 438, 773.
— männlicher Frösche 438.
— männlicher Knochenfische 437, 773.
— bei Korallen 437.
— bei höheren Krebstieren 443.
— bei Libellen 444.
— männlicher Libellen 439.
— bei Medusen 442.
— bei Säugetieren 445f.
— bei Schmetterlingen 444.
— bei Spinnentieren 443.
— der Vögel 444f.
— männlicher Wassersalamander 438.
Geschlechtswege der Wirbeltiere 757ff.
Geschmacksreize im Geschlechtsleben 383ff.
— sexuelle bei Grillen u. Heuschrecken 384f.
Gesichtsdrüsen d. Wiederkäuer 391f.
Geskel der Araukaner 342.
Geweihbildung der Hirsche 493ff.
Ghilianella 532.
Giftstachel, seine Rückbildung bei Ameisen 521.
— der Hymenopteren 519ff.
— sein völliger Schwund bei Meliponinen 521.
Gingko, sexueller Dimorphismus 41.
Giraffa 243, 490f., 731.
Giraffidae, Hornbildungen 490f.
Girardinus 166, 619.
Glandula uropygialis der Vögel 387.
Glandulae odoriferae weiblicher Schmetterlinge 396.
Glaridichthys 164ff.
Glaucus 204, 295.
Glomeris 130.
Glomeridae, sexuelle Stridulationsorgane d. Männchen 416.
Glossina 302, 604f., 622.
Glossiphonia 530.
Glossoliga 126.
Glossosiphonia 292f.
Glyptonotus 163.
Gnathia 640, 721f.
Gobio 334.
Gobius 118, 438, 528, 773.
Golofa 775.
Gomphidae, Ovipositor 509.
Gomphocerus 422f.
Gonangien, sexuelle Differenzierung 38.
Gonapophysen als Teile des Ovipositors der Insekten 506ff.
Gongylus 363, 611, 626.
Goniocidaris 531, 535.
Goniodes 321.
Gonochorismus 42.
— bei ektoprokten Bryozoen 59.
— bei entoprokten Bryozoen 48.
— der Chitonen 47.
— bei Echinodermen 48.
— bei Gliedertieren 50.
— der Holothurien 50.
— der Hydromedusen 45.
— der Lamellibranchiaten 48.
— der Nemertinen 46.
— bei Oikopleura 64.
— der Polychaeten 46.
— der Prosobranchier 47.
— der Scyphomedusen 46.
— bei Wirbeltieren 50.
— fixierter 44.
— sekundärer 60ff.
— — bei Cestoden 63.
— — bei Synascidien 64.
— — bei Trematoden 60ff.
— — bei Turbellarien 60.
— — Ursachen 71.
— — Zufallserscheinung bei Lumbriculus 70.
Gonophoren 32.
— zwittrige 46.
Gonopoden der Diplopoden 135ff.
Gonopodien 132ff.
Gonopodium, Definition 168.
— der Araneiden 138ff.
— der Brachyuren 194.
— der Cephalopoden 150ff.
— der Copepoden 132ff.
— der Cryptostemmatiden 138.
— der Cyprinodontiden 164ff.
— der Diplopoden 135ff.
— der Polydesmiden 136.
— der Isopoden 163f.
— der Juliden 137.
— der Libellen 146.
— der dekapoden Malakostraken 158ff.
— der Spinnen 265.
Gonopteryx 396, 459.
Gonozooecien der Bryozoen 35.
Gordius 185, 707.
Gorgonidae, Gonochorismus 43.
— Brutpflege 567.
Gorilla 240, 274, 390, 468, 470. 481.
Gregarinen 9.
Greifantennen männlicher Branchipodiden 322.
Greifantennen männlicher Copepoden 319ff.
— — Mallophagen 321.
— — Ostracoden 319.
— — Sminthuriden 321.
Greifapparat männlicher Acanthocephalen 305.
— — Alpheiden 310.
— — Dipteren 301f.
— — Embiiden 301.
— — Flöhe 303.
— — Libellen 305f.
— — Panorpiden 303.
— der Männchen von Butalis 304.
Greiffüße männlicher Amphipoden 309.
— — Anuren 328ff.
— der Männchen von Apus 309.
— männlicher Bienen 313.
— — Blattwespen 314.
— — Copepoden 309, 312, 318.
— — Daphniden 311.
— von Diemyctylus 324, 325.
— männlicher Ephemeriden 313.
— der Männchen von Estheria 310, 311.
— männlicher Isopoden 310.
— — Käfer 313ff.
— der Männchen von Limnetis 311.
— — — von Limulus 309.
— männlicher Milben 312.
— — Ostracoden 318.
— — Paguriden 310.
— — Spinnen 313.
Greiforgane männlicher Anuren 327ff.
— — Bienen 318, 333.
— — Blattwespen 318.
— — Copepoden 132ff.
— — Geckonen 327.
— — Hydrachniden 303.
— — Spinnen 318.
— von Ophiderpeton 327.
Greifzangen der Männchen bei Ephemeriden 298.
— — bei Locustiden 298.
— — bei Plecopteren 298.
— — bei Trichopteren 299.
Groos, seine Vorstellung einer objektiven Auslese von seiten der Weibchen 768.
Grubea 536.
Grubenkegel als Geruchsorgane auf Insektenfühlern 365.
Grus 431, 739.
Gryllidae, Begattung 178ff.
— Begattungszeichen 277.
— Ovipositor 507f.
— Spermatophore 182.
— sexuelle Geschmacksreize 384.
— Stridulationsorgane 419ff.

Gryllotalpa 179, 182, 419, 422.
Gryllus 179, 419.
Guenther, sein Erklärungsversuch der Bedeutung sexueller Ornamente 764.
Gulapinnus 164ff.
Guttera 431, 736, 739.
Gymnophionen, Begattungsorgan 226.
— Brutpflege 527, 529, 608.
— Eiablage 611.
— Penis 192.
Gymnoplea (Copepoda) 134.
Gynaekaner der Ameisen 741.
Gynaekomastie 743.
Gypagus 736.

Hadena 406.
Haematodocha des Gonopodiums der Spinnen 139.
Haematodochula des Gonopodiums der Spinnen 140.
Haematopota 368.
Haematopus 766.
Haemogamasus 131.
Haemolymphe, ihre sexuellen Verschiedenheiten bei Insektenlarven 769f.
Haemosporidien 9.
„Hängen" der Hunde 279.
Haftlappen bei Regenwürmern 330.
Haftorgane s. Greiforgane und Greiffüße.
Haftscheiben der Milben 313.
„Haken" des Rehwilds 490.
Hakenbildung der Lachse 682.
Halbplazenta 628.
Haliaetus 184.
Halictophagus 641.
Halmaturus 769.
Halopsyche 640.
Hamingia 675.
Hanf, sexueller Dimorphismus 41.
Hapale 470.
Hapalemur 594.
Haplocerus 391.
Haplochilus 569.
Haplodon 240.
Harpacticidae, Begattung 135.
— selbständige weibliche Begattungswege 284.
— männliche Greifantennen 319ff.
Harpen der Lepidopteren 300f.
Harpyia 372.
Hatteria 226.
Hauerzähne der Schweine, ihre Übertragung auf Weibchen 732.
Hecatesia 417.
Hectocotylus der Tintenfische 150ff.
Heliactin 450.
Heliconius 726.
Heliocopris 445.
Heliothrips 507, 679.
Heliozoa 3.
Helix 79, 98, 188, 344, 345, 347, 379, 606.
Helobdella 535.
Hemaris 301.
Hemiaster 557.
Hemiclepsis 293.
Hemimerus 617, 631f.
Hemioniscidae, Zwittertum 50.
Hemiptera, Begattung 222.
— Brutpflege 532, 537.
Henicops 679.
Hepialidae, Anziehungskraft der Weibchen 393.
— weiblicher Begattungsweg 285.
— Duftorgan der Männchen 407f.
Hepialus 407f., 411, 412.
Heptanchus 608, 621.
Hermaphroditismus 42.
— bei Amphipoden 54.
— — Asteriden 49.
— — Bryozoen 59.
— — entoprokten Bryozoen 48.
— — Cestoden 59.
— — Chaetognathen 59.
— — Chitonen 47.
— — Cirripedien 50.
— — Ctenophoren 58.
— — Cyclostomen 55.
— — Fliegen 51.
— — Fröschen 56.
— — Gliedertieren 50ff.
— — Hirudineen 59.
— — Holothurien 50.
— — Hydromedusen 45.
— — Isopoden 50, 52.
— — dekapoden Krebsen 51, 52, 54.
— — Kröten 57.
— — Lamellibranchiaten 48.
— — Milben 55.
— — Nemertinen 46.
— — Neomenien 59.
— — Oligochaeten 59.
— — Ophiuriden 49.
— — Opisthobranchiern 59.
— — Phalangiden 54.
— — Phoronis 59.
— — Plecopteren 53.
— — Polychaeten 46.
— — Prosobranchiern 48.
— — Pulmonaten 59.
— — Salamandern 57.
— — Schaben 55.
— — Scyphomedusen 46.
— — Teleostiern 55.
— — Trematoden 59.
— — Tunicaten 59.
— — Turbellarien 59.
Hermaphroditismus bei Wirbeltieren 50, 55ff., 753ff.
— anormaler bei Knochenfischen 56.
— rudimentärer 54, 56.
— sekundärer 64ff.
— sekundärer, bei Cirripedien 66ff.
— sekundärer, Ursachen 71.
Herodias 439.
Herpobdella 293.
Hesione 47.
Hesperidae, Duftorgan der Männchen 407, 410.
— Duftschuppen 412.
Heteralocha 771.
Heterandrium 703.
Heterarthrandria (Copepoden) 319.
Heterobostrichus 739.
Heterocirrus 681.
Heterocope 134, 533.
Heterodera 641, 646.
Heterodontus 172.
Heterogene Muscheln 572.
Heterogynis 657.
Heterogonie bei Allantonema 58.
— — Angiostomum 58.
— — Bradynema 58.
— — Rädertieren 674.
Heteropoda, Saugnäpfe 332.
heterothallisch 25.
Hexakorallien, Geschlechterverteilung 43.
Hibernia 657.
Hilara 371, 455f., 458.
Himantinus 404.
Hippocampus 116, 549ff., 602.
Hippodamia 767.
Hipponoë 536.
Hipposideros 246.
Hippotragus 445, 499, 730.
Hirsche, Begattung 257.
— Penis 244.
Hirudinea, Begattung 292f.
— Brutpflege 530, 535.
— Clitellum 501f.
— Hermaphroditismus 59.
— Spermatophoren 292f.
Hirudo 185, 292, 777.
Histriobdelliden, Begattung 292.
Hochzeitskleid männlicher Fische in seiner Betätigung 460f.
— Vögel 439.
— bei Vogelgeschlechtern 440ff.
bei Säugetieren 441.
— — Singvögeln 441.
Hochzeitstänze männlicher Dipteren 455f.
— — Ephemeriden 455.
— — Perliden 455.
— — Phryganiden 455.

Hoden und Brunstzeit bei Säugetieren 353.
Hodensack der Säugetiermännchen 465ff.
Hologamie 1ff., 14ff.
Holothurioidea, Brutpflege 535, 543, 544, 559, 606, 624, 637f.
— Entleerung der Geschlechtszellen 110.
— Gonochorismus 50.
— Hermaphroditismus 50.
Homalomyia 371.
Homarus 54, 160, 162, 543.
Homopus 343.
Homosexualität 372.
homothallisch 25.
Honigbiene, Begattungszeichen 280.
Hoplopterus 488.
Hornbildungen der Giraffen 490f.
— der Nashörner 500.
Hottentotten, Bartwuchs 452.
— Steatopygie der Weiber 778.
Hottentottenschürze 481f.
Huftiere, Brunstperioden 354.
— Hymen 274.
Hyaena 389, 751f., 754.
Hyänen, Eichel 245.
Hyale 309.
Hyalella 377.
Hydatina 291, 672, 674, 684.
Hydra 42, 104, 107.
Hydrachnidae, Begattung 131f.
— männliche Greiffüße 312.
— Petiolus 303.
Hydractinia 40, 46.
Hydrelaphus 489.
Hydrochoerus 755.
Hydroides 111.
Hydromedusen, Entleerung der Geschlechtszellen 107.
Hydrophiinae, Ovoviviparität 610.
Hydrophilus 314.
Hydropolypen, Brutpflege 577f.
Hydrozoen, sexuelle Differenzierung ungeschlechtlicher Polypen 40.
Generationswechsel 30.
geschlechtliche Konstitution 30, 36.
Ursprung der Geschlechtszellen 37.
Hyla 427, 539, 546.
Hylecoetus 366, 367.
Hylobates 390.
Hylotoma 510.
Hymen 272ff.
Hymenaster 544f.
Hymenoptera, Variabilität der Begattungsorgane 268.
Flügelrückbildung bei Männchen 360.
Giftstachel 519ff.
sexuelle Isolation 305.
Hymenoptera, Männchenaugen 368.
— Ovipositor 509ff.
— Penis 219ff.
— Polymorphismus der Weibchen sozialer Formen 688f.
Porenplatten männlicher Fühler 366.
Proterandrie 374.
— männliche Spürantennen 364.
— Valven 299.
Hyomoschus 488.
Hyotherium 486.
Hypanis 767.
Hypermastie 595.
— ihre Beeinflussung durch Selektion 598.
— beim Manne 742.
Hyperoodon 659.
Hyperthelie 595.
Hypopygium männlicher Dipteren 301f.
Hyracoidea, Duftdrüse 390.
— Hodenlagerung 469.
Hyrax 469.
Hystricognathen, Penis 296.
Hystrix 250, 258, 276, 296, 748, 755.

Ibla 67, 69, 666ff.
Ichneumonidae, Flügelrückbildung bei Männchen 360.
— Ovipositor und Eiablage 511ff.
— Proterandrie 374.
Ichthyobdelliden, Begattung 292.
Ichthyonema 178.
Ichthyophis 528.
Ichthyotomus 107.
Ictis 748.
Iguana 336, 372.
Iguanidae, Übertragung der Femoralorgane auf Weibchen 741.
Inachus 702.
Infusorien 10ff.
Inguinalorgane der Lacertilier 326.
Inkubatorium der Monotremen 561.
Inostemma 513.
Insecta, Artkreuzungen 372.
Flügelausstattung der Männchen 358ff.
Geschlechtsabzeichen der Männchen 446.
Grubenkegel als Geruchsorgan 365.
Homosexualität 372.
sexuelle Kämpfe der Männchen 484.
Proterandrie 374.
Superpositionsaugen der Männchen 370.
Insecta, sexuelle Waffen der Männchen 485.
— Wahl der Weibchen 766.
Insektenlarven, sexuelle Verschiedenheiten ihrer Hämolymphe 769f.
Insectivora, Clitoris 749.
— Descensus testiculorum 472.
— Eichel 339.
— Hoden und Brunstzeit 353.
— Kloake 250.
— Penis 246.
— Plazenta 628.
— Scrotalbildung 469.
Uterusform 614.
— Vesicula prostatica 755.
Intermediäre Geschlechtsformen 56.
— Gonaden 56.
Intertentakularorgan der Bryozoen 533.
Intervillöse Räume der Plazenta 631.
Inzucht 374f.
— und Proterandrie 374.
— Schädlichkeit und Unschädlichkeit 374f.
— und Selbstbefruchtung 105.
Irispigment, sexuell verschieden bei Vögeln 774.
Iron 313.
Ischnochiton 535.
Ischyropsalis 341.
Isokerandria (Copepoden) 309.
Isopoda, Brutpflege 553ff., 559f., 601, 602.
— Gonopodium 163f.
— männliche Greiffüße 310.
— Hermaphroditismus 50, 52.
— Zwergmännchen 663f.
Isopteryx 455.
Ithagenes 488.
Ixodes 129, 537.
Ixodidae, Brutpflege 537.

Jaekel, seine Auffassung von der Stellung der Monotremen 236.
Japanerinnen, Hypermastie 596.
Jap-Insulanerin, Brustbildung 590.
Japyx 506.
Jenynsia 164ff.
Johnstonsches Organ an den Fühlern der Culiciden 425f.
Juliden, Gonopodium 137.
— Reizorgane 346.

Kaffernstämme, n'utsche 477.
Kalyanamalla (Ananga-ranga) 262.
Kamasutram 262.
Kambiong der Bewohner von Celebes 342.

Kamele, Begattung 258.
Karaitengemeinde in Halicz, Inzucht 375.
Karunkeln der Säugetierplazenta 628.
Katzen, Begattung 258.
— Eichel 245.
— Penis 241.
— Scheidenkanal 265.
Kehlsäcke bei Trappen 432.
Kehltasche von Biziura 432.
Keimplasmakontinuität 36.
Kellya 48.
Kieferegel, Begattung 186.
— Penis 185f.
Kloake bei Monotremen 249.
— bei Insectivoren 250.
Klammerorgane s. Greiforgane und Greiffüße.
Knochenkämme am Schädel männlicher Säugetiere 487.
Komplementärmännchen der Cirripedien 69, 70.
— von Myzostoma 88.
— bei Protodrilus 70.
Konjugation d. Infusorien 10ff.
Kontaktorgane männlicher Knochenfische 333.
Kontrektationstrieb 352ff.
— seine Irrungen 372f.
Kopfhaar des Menschen in seiner sexuellen Wirksamkeit 781.
Kopulationsapparat von Butalis 304.
— männlicher Lepidopteren 304.
— der männlichen Stubenfliege 302.
Kopulationsfeld bei Blutegeln 293.
Kopulationsmarken b. Libellen 306.
Kopulationssaugnäpfe männlicher Milben 332.
Korallen, Brutpflege innerhalb des Gastrovascularraumes 566.
— Farbenwirkung der Gonaden 437.
— Geschlechterverteilung 43.
— geschlechtliche Konstitution 33, 36.
Kotyledonen in der Bruthöhle von Isopoden 601.
der Säugetierplazenta 628.
Krallenaffen, Begattung 258.
Kröten, Hermaphroditismus 57.
Kropfnahrung mancher Singvögel 586.
der Tauben 586.
Kryptorchismus 470.
Künstliche Samenübertragung bei Säugetieren und Mensch 263.
Kurtus 545f.
Kynotus 330.

Labia vulvae 272ff.
Labidocarpus 197.
Labidocera 393.
Labridae, Stirnbeule d. Männchen 658.
Labyrinthe am Stimmorgan männlicher Entenvögel 429.
Lachesis 610.
Lacerta 226, 228, 325f., 330, 438, 457, 610ff., 720, 736, 774.
Lacertilia, Allantochorionplazenta 626.
- Begattung 228.
Clitoris 746, 752.
— Dottersackplazenta 626.
— Erektion 228.
— Geschlechtsfarben d. Männchen 438, 773.
— männliche Klammerorgane 326.
— Penis 226ff., 340.
— Schaustellungen der Männchen 457.
Lacertidae, Femoralorgane 325f.
— Übertragung der Femoralorgane auf Weibchen 741.
Lacinularia 292, 530.
Lacuna 661.
Laemargus 757.
Laetmogone 110.
Laktation 598ff.
Lameere, seine Erklärung sexueller Ornamente 764, 776.
Lamellibranchiata, Brutpflege 571ff., 601.
- Entleerung d. Geschlechtszellen 110, 112.
- Gonochorismus 48.
Hermaphroditismus 48.
Selbstbefruchtung 104.
Lamellicornia, Geschlechtsabzeichen der Männchen 446f.
— Entstehung der männlichen Hörnerbildungen 782f.
— Polymorphismus der Männchen 699f.
Lamna 620.
Lampronessa 439.
Lampsilis 572.
Lampyrinen, Flügelrückbildung der Weibchen 658.
Lampyris 372, 461ff., 658.
Laomedea 38.
Lasaea 48.
Lasiurus 260.
Lasius 695.
Latona 195.
Latrodectus 145, 265.
Laurerscher Kanal 287.
Laute, sexuelle bei Culiciden und Chironomiden 425.
Lautorgan, sexuelles der männlichen Cicaden 424f.
— des Corixa-Männchens 783.
Lautorgane, sexuelle bei männlichen Schmetterlingen 417.
— bei Spinnen 415.
— s. im übrigen unter Stridulationsorgane.
Lecaniinen, Brutpflege 644.
Legebohrer s. Ovipositor.
Legestachel s. Ovipositor.
Leistenband des Hodens der Säugetiere 466ff.
Leistenkanal am Hodensack d. Säugetiere 468.
Leiobunum 518.
Lemur 340, 446, 749.
Leonardo da Vinci, dessen Venus obversa 259f.
Lepadidae, Zwittertum 69.
Lepas 66, 195.
Lepetella 48.
Lepidoptera, Anziehungskraft der Weibchen 393.
— Artkreuzungen 372.
Begattung 223, 225, 301.
- Variabilität d. Begattungsorgane 268, 269.
— selbständige weibliche Begattungswege 285. 288.
Begattungszeichen 277, 280.
- sexuelle Duftdrüsen der Weibchen 394ff.
- Dufthaare der Weibchen 396.
- Duftorgane der Männchen 405ff.
Übertragung männl. Duftorgane auf Weibchen 737f.
— Duftschuppen d. Männchen 408ff.
sexuelle Duftstoffe b. Weibchen 393.
Eiablage 503.
Erkennung der Geschlechter 459.
— Flügelrückbildung d. Weibchen 359, 656f.
Gattenwahl der Weibchen 767.
— Glandulae odoriferae 396.
— Geschlechtsfarben 444.
- Inzucht 375.
— Liebesspiel der Männchen 412.
Penis 218.
Polymorphismus mimetischer Weibchen 691ff.
Präponderanz männlicher Puppen 720.
Präponderanz des weiblichen Geschlechts 725f.
— Proterandrie 374.

Lepidoptera, Schaustellungen des Männchen 454.
— männliche Spürantennen 364f.
— sexuelle Stridulationsorgane der Männchen 416f.
— Valven 299f.
Lepidosteus 758.
Lepidurus 54.
Lepisma 506.
Lepralia 59.
Lepraria 578.
Leptoceridae, Begattung 225.
— Hochzeitstänze der Männchen 455.
Leptochelia 701.
Leptophlebia 369.
Leptoptychaster 531, 544.
Leptothorax 695.
Leptynia 679.
Lepus 336, 354ff., 471, 631, 772.
Lernaea 650.
Lernaeascus 650.
Lesbia 450, 736.
Lestes 147f., 439, 509.
Leucania 372.
Leuchtdrüsen der Geschlechter von Odontosyllis 461.
Leuchtorgane als Geschlechtserkennungsmerkmale 461ff.
— der Leuchtkäfer 461ff.
— der Tiefseefische 464.
Leuciscus 334.
Leucophasia 412.
Libellen, Begattung 147ff.
— Gonopodium 146.
Libellulidae, männlicher Greifapparat 306.
- Ovipositor 509.
Liebespfeile der Pulmonaten 344f., 347.
Liebesspiel von Hepialus 412.
- männlicher Tagfalter 412.
— der Wassersalamander 399.
Ligamentum inguinale des Scrotums der Säugetiere 466ff.
scroti des Hodensackes der Säugetiere 468.
testis des Hodens d. Säugetiere 466.
uteri rotundum d. Säugetierweibchen 470.
Ligula 146.
Limacidae, Geschlechtserregung durch Tastsinne 379.
Limapontia 283.
Limax 102.
maximus, Begattung 189f.
Penis 190.
Limnadia 311.
Limnaeus 95, 102.
Limnetis 311, 543.
Limnobia 371.
Limnobiidae, Hochzeitstänze der Männchen 455.
Limnodrilus 193.
Limnophilidae, männliche Analklappen 299.
— Penis 297.
Limonites 529.
Limulus 113, 309.
Lina 211, 265ff.
Linaria 441, 445.
Linyphia 139ff., 415, 698.
Liogryllus 178.
Liolope 288.
Liolopinae, Zwittertum 63.
Lipeurus 321.
Liriopsidae, Zwittertum 50.
Listriodon 733.
Lithoglyptes 67, 669f.
Littorina 201, 372, 606, 611.
Locusta 180, 420, 507.
Locustidae, Begattung 178ff.
Begattungsorgane 199.
Begattungszeichen 277.
- Eiablage 508.
- sexuelle Geschmacksreize 384.
männliche Greifzangen 298.
- Ovipositor 507f.
- Stridulationsorgane 419ff.
- Übertragung männl. Stridulationsorgane auf Weibchen 738.
Loddigesia 450.
Loligo 150, 155, 157, 372.
Lonchoptera 679.
Lophobdella 293.
Lophobranchia, Begattung 116.
— Brutpflege 549ff., 602.
Lophogaster 554.
Lophophorus 488.
Lophornis 450.
Lophortyx 736.
Lophura 488.
Loxosoma 48, 602.
Lubbockia 662.
Lucanus 213, 267, 393, 699.
Lucifuga 619.
Luciola 461ff.
Lühdorfia 277.
Lumbriculus 70, 193, 681.
Lunda 441, 458.
Lutra 248.
Lycaena 409, 410, 412, 737.
Lycaenidae, Duftschuppen der Männchen 408.
- Geschlechtsfarben 444.
— Übertragung d. männlichen Blau auf Weibchen 737.
Lycastes 47.
Lycosa 143f., 452.
Lycosidae, Brutpflege 531, 540.
Schaustellungen der Männchen 452.
Lymantria 366, 372, 393, 459.
Lymexylon 367.
Lymexylonidae, Maxillartaster als männliche Spürorgane 367.
Limexylonidae, Übertragung männlicher Sinnestaster auf Weibchen 733.
Lynceidae, Brutraum 564.
Lynceus 121.
Lysianassa 361.
Lysiosquilla 194.
Lysiphlebus 512.
Lysmata 51, 70, 80.
Lytta 214, 267, 268.

Macacus 248, 258, 353.
Machetes 439.
Machilis 199, 506.
Macrochirus 314.
Macrocypris 317.
Macrodipteryx 451.
Macroglossa 406.
Macrolaimus 678.
Macropis 313.
Macropodiden, Begattung 257.
— Geburt 290.
— weibliche Genitalwege 289.
Macropodus 115, 380, 449, 457, 459, 524, 526, 777.
Macropsalis 450.
Macropus 240, 289f., 445, 563, 592, 747.
Macrorhinus 448f., 721.
Macroscelides 472.
Macroscelididae, Hodenlagerung 469.
Macrostoma 100.
Mähnenbildungen männlicher Säugetiere 451.
Männchenausfall bei Anodonta 679.
— bei Blattwespen 679.
— bei Chermes pini 680.
— bei Cypris 678.
— bei Dinophilus 675.
bei Ectopsocus 679.
bei Gallwespen 679.
bei Henicops 679.
bei Käfern 679.
bei Lonchoptera 679.
bei Myrmecophila 678.
- bei Nematoden 678.
- bei Phasmiden 678f.
bei Philodiniden 673.
bei Phyllopoden 679.
- bei Psychiden 679.
— bei Thysanopteren 679.
Maevia 452, 454, 766.
Mais, Dimorphismus der Blütenstände 40.
Makrogameten 8ff.
Makrogametocyten 9.
Makropoden, Brutpflege 568.
Makrospore 29.
Makrosporangium 29.
Makrosporophyll 29.
Makua Ostafrikas, sexuelle Berührungsreize 381.
— sexuelle Sitten der Weiber 482.

Malacodermidae, Leuchtorgane 461 ff.
Malacolimax 85.
Malaien, Bartwuchs 452.
Mallophagen, Begattung 224.
— männliche Greifantennen 321.
Mamestra 406.
Mamma des menschlichen Weibes 590.
Mammalia, Artkreuzungen 372.
— weibliche Begattungsorgane 272 ff.
— Begattungsstellung 324.
— Brütorgane ihrer Vorfahren 561.
— Brunstperiode 352 ff.
— Brutpflege 613 ff.
— Clitoris 747 f.
— sexuelle Duftdrüsen 387 ff.
Embryotrophe 621.
— Gebiß als sexuelle Waffe der Männchen 485 f., 488 f.
— Geschlechtsabzeichen zur Brunstzeit 441.
— Geschlechtsabzeichen der Männchen 448, 451.
— Geschlechtserregung durch Tastsinne 381.
— Geschlechtsfarben 445 f.
Hodenvergrößerung zur Brunstzeit 471.
— Homosexualität 372.
— Inzucht 375.
— Tragen der Jungen 532.
— Mähnenbildungen der Männchen 451.
Mammarapparat 589 ff.
— Übertragung des Mammarapparates auf Männchen 741 ff.
— Milchdrüsen 587 ff.
Plazentabildungen 627 ff.
Präponderanz des männlichen Geschlechts 720 f.
Prostatasekret 275.
— Samenblasen 275.
Samenleiterampullen 258.
— Scrotum der Männchen 465 ff.
scrotumartige Bildungen der Weibchen 754.
— Stimmorgan 434 f.
Trächtigkeitsdauer 631.
Uterusformen 613 f.
— Vulva der Weibchen 481.
Mammarapparat der Beuteltiere 589.
männlicher Säugetiere 742.
— seine Ausbildung beim Manne 742.
— der Säugetiere, seine Übertragung auf Männchen 741 ff.
Mammartasche der Säugetiere 589 ff.
Mandrillus 446, 474.
Manis 473.
Mantidactylus 327.
Mantidae, Flügelausstattung der Männchen 359.
— männliche Spürantennen 363.
— negative Wollustgefühle 337.
Mantophryne 538.
Manucodia 430.
Marder, Penis 241.
Mareca 738.
Margaritana 571 f.
Marmosa 562, 592.
Marpessa 138.
Marptusa 454.
Marsenina 48.
Marsupiala, Begattung 290.
— Begattungsorgane 249.
— Brutbeutel 561 ff.
— Brutpflege 613.
— Clitoris 747.
— Eichel 339.
— Embryotrophe 621.
— Geburt 290.
— weiblicher Genitalapparat 289.
— Mammarapparat 589.
— Milchaufnahme der Jungen 600.
— Fehlen der Müllerschen Gänge bei Männchen 755.
Penis 240, 244, 256.
— Plazentabildungen 627.
— Scrotalbildung 470.
— Scrotum 473.
Urogenitalsinus 265.
— Vagina 265.
Marsupialtaschen 561.
Marsupifer 558.
Marsupium der Beuteltiere 561 ff.
— von Echidna 560.
— sein Fehlen bei höheren Säugetieren 563.
Masochismus 347.
Maulbrutpflege der Knochenfische 568 f.
Maupas, seine Auffassung der Geschlechtszustände 59.
Meckern der Bekassine 434.
Meconema 180, 423.
Medusen, Entleerung der Geschlechtszellen 111.
— Geschlechtsfarben 442.
Medusenrückbildung 31.
Medusoide 32.
Megachile 313, 333.
Megachiroptera, Uterusform 614.
Megalobatrachus 528, 713.
Megapodiidae, Brutgewohnheiten 529.
Megapterna 170, 330.
Melanesier, Penis 271.
Melania 603.
Meleagris 234, 448, 728, 735.
Meles 356.
Melicerta 673 f.
Melipona 688.
Meliponinae, Schwund des Giftstachels 521.
— Wachssekretion 526.
Melitta 364.
Melittoma 367.
Melolontha 214 ff., 268, 364, 372.
Melophagus 605, 623.
Melynias 734.
Mendelismus im Auftreten polymorpher Schmetterlingsweibchen 693 f.
Mensch, Achselhöhlenorgan 390.
— Bartbildung des Mannes 451.
— Begattungsglied 237 ff., 251, 252.
Begattungsstellung 260 ff., 274.
— Beckenform d. Geschlechter 615 f.
Berührungsreize als sexuelle Erregungsreize 381.
— Bedeutung der Brüste des Weibes als sexuelle Erregungsorgane 782.
— Brunstperioden 353.
Clitoris des Weibes 746 f.
Clitorishypertrophie 753.
— Columnae rugarum 346.
Cryptorchismus 756.
Cunnilingus 413.
Descensus testiculorum 469.
— Eheverbote 373 f.
— Eichel mit Reizpapillen 339.
sexuelle Wirksamkeit des reichen Fettansatzes beim Weibe 778.
— Frühreife 705 ff.
Geschlechtsgeruch des weiblichen Genitale 413.
Gynaekomastie 743.
Homosexualität 372.
Hottentottenschürze 481 f.
— Hymen 274.
— Hypermastie 595 ff.
— Inzucht 374 f.
— sexuelle Wirksamkeit des Kopfhaares 781.
— Laktation 599.
männlicher Mammarapparat 742.
Masochismus 347.
Menstruation des Weibes 354.
— Milchsekretion 599.
— Ovulation und Menstruation 355.
Variabilität des Penis 271, 272.

Mensch, Plazenta 628, 630.
— männliche Polymastie 742.
— Präponderanz des männlichen Geschlechts 720f.
künstliche Reizvorrichtungen am Penis 342.
— Sadismus 347.
— künstliche Samenübertragung 263.
— Tattuierung der weiblichen Schamgegend 482f.
— Schamlippen 272ff.
— Schwangerschaft 614.
Schwangerschaftsdauer 631.
— Scrotalbildung 470.
— Scrotum 473.
— Steatopygie 778f.
— Uterus masculinus des Mannes 756.
Uterus simplex 614.
— Vulva 272ff.
— Wollustorgane der Eichel 348.
Zitzenbildung 590.
sexuelle Verschiedenheiten der inneren Organe 770.
Menschenaffen, Begattung 260.
Menstruation des menschlichen Weibes 354.
Menura 450.
Merganetta 488.
Mergus 429.
Mermis 176.
Merogamie 5ff., 15ff.
Merops 387, 736.
Mesembrina 604, 611.
Mesepididymis des Hodens der Säugetiere 466.
Mesorchium des Hodens der Säugetiere 466.
Mesostoma 638.
Mesothuria 50, 83.
Metagame Geschlechtsbestimmung bei Bonellia 718
— bei Monstrilla 719.
Methona 738.
Metoestrum weiblicher Säugetiere 354.
Metopocerus 447.
Meursius (Gespräche der Aloisia Sigaea) 262.
Miastor 643, 709.
Microcebus 339, 473.
Microchiroptera, Uterusform 614.
Microgale 246. 472.
Microlepidoptera, Reduktionen am Körper der Geschlechtstiere 681.
Microlestes 211.
Micrommata 443.
Micronereis 308, 528.
Microphthalmus 193.
Micropogon 426.
Micropterygidae, weiblicher Begattungsweg 285.
Microstoma 60.
Microura 112.
Midas 451.
Mikrogameten 8ff.
Mikrogametocyten 10.
Mikrogyne Weibchen bei Ameisen 695.
Mikrospore 29.
Mikrosporangium 29.
Mikrosporophyll 29.
Milben, Hermaphroditismus 55.
Milchaufnahme der jungen Säugetiere 599f.
Milchdrüsen der Monotremen 587f.
— der Säugetiere, ihre Ableitung aus Brütorganen 587.
— — — ihr histologischer Bau 598.
— — — ihre ontogenetische Differenzierung 589, 592.
Milchhügel der Säugetiere 592.
Milchleisten oder -linien der Säugetiere 592.
Milchsekret der Säugetiere 599.
Milchstreifen der Säugetiere 592.
Milchzisterne der Wiederkäuerzitze 591.
Millepora 31.
Mimetische Anpassungen der Schmetterlinge 734.
— — weiblicher Schmetterlinge 691ff., 725f.
— — — — und ihre Übertragung auf Männchen 734.
Mindarus 524.
Mitosoma 585.
Mixipodien, Definition 171.
— von Chimaera 173f.
— der Haifische 171ff.
— der Nematoden 177.
Mixipodium bei Grylliden 182.
— bei Locustiden 182.
— bei Perliden 182.
Mixipterygien 171.
Moina 121, 563ff.
Molgula 74, 105.
Mollienisia 619.
Monaulidae, Zwittertum 44.
Monedula 234.
Mongolen, Bartwuchs 452.
Monoblepharis 21.
Monocotyle 102.
Monoecie 30.
— bei Tieren 36.
Monoestrische Säugetiere 354.
Monogene Muscheln 572.
Monogonie 1.
Monoophorum 185.
Monotremata, Begattungsorgane 249.
— Brutpflege 560f.
Clitoris 747.
Lagerung der Hoden 469.
Monotremata, Kloake 249.
— Mammarapparat 744.
— Milchaufnahme der Jungen 600.
— Milchdrüsen 587f.
— Penis 236f., 244.
— Schwellkörper 237.
Monstrilla 719.
Moose, Fortpflanzung 26.
Moristus 507.
Morpho 736.
Morphoninae, Duftschuppen der Männchen 409.
— Geschlechtsfarben 444.
Moschusbeutel der Moschustiere 399f.
Moschusgeruch der Krokodile 385.
— der Moschusente 387.
Moschussekret 400.
Moschustier 243, 399f., 488.
Mougeotia 14.
Mucor 25.
Müllersche Gänge der Wirbeltiere 754ff.
Muraenidae, Geschlechtswege 758.
Muridae, Penisknochen 270.
Mus 263, 275, 336, 339, 354, 356, 375, 468, 470, 592f., 595, 631, 720, 748, 755.
Musca 281f., 302, 504, 604, 606, 611.
Muscidae, Eiablage 504.
— Ovipositor 504.
Mustelus 172f., 608, 625.
Mutillidae, Flügelausstattung der Männchen 359.
Mycelien, positive und negative 25.
Mycetes 273, 435, 749, 754.
Myctophum 464.
Myliobatis 608, 621.
Mylothris 734.
Myogale 339.
Myopa 283.
Myopotamus 594.
Myriapoda, sexuelle Stridulationsorgane der Männchen 416.
Myriothela 577f.
Myrmecobius 562.
Myrmecophaga 592.
Myrmecophagidae, Hodenlagerung 469.
— Tragen der Jungen 532.
Myrmecophila 678.
Myrmica 695.
Myrmicinae, Giftstachel 521.
Mysis 554.
Myxine 55, 83, 759.
Myzostoma 87, 88.

Nabelbeutel des Ebers 400.
Nachgeburt 630.

Najadae, Brutpflege 571f.
Nais 681.
Naucoris 509.
Nautilus 155ff.
Nebalia 554.
Nebalien, männliche Spürantennen 362.
Necrophorus 314, 315.
Nectariniidae, Geschlechtsfarben 444.
Nectophryne 610.
Necturus 713.
Neger, Penis 271.
Negerweib, Vagina 265.
Nematobothrium 60.
Nematodes, Begattung 176, 178.
Begattungszeichen 276.
Bursalbildungen 305.
sekundärer Hermaphroditismus 64.
- Inzucht 374.
-- Kleinheit der Männchen 660.
— Männchenausfall 678.
Mixipodien 177.
— Parthenogenese 680f.
-- Selbstbefruchtung 103, 104, 105.
— Spicula 177f.
-- Umgestaltung ihrer Weibchen durch exzessive Ovarialtätigkeit 654ff.
Nematus 510, 679.
Nemertinen, Begattung 112f.
— Brutpflege 638.
– Entleerung d. Geschlechtszellen 109, 112.
— Gonochorismus 46.
- - Hermaphroditismus 46.
Ovarialträchtigkeit 616f.
— Selbstbefruchtung 104.
Nemobius 179, 419.
Nemura 183, 299.
Neocelatoria 515.
Neoditrema 608.
Neomenien, Hermaphroditismus 59.
— Reizorgane 344.
Neotenie 711ff.
— bei Ammothea 713.
der Appendikularien 713.
- - des Axolotl 711f.
- der Fischlurchen 713.
- bei Fröschen und Kröten 711.
- der Lachsforelle 713.
der Ersatzgeschlechtstiere der Termiten 714.
— bei Triton 711.
Neotragus 499, 730.
Neotropidae, Duftorgan der Männchen 410.
Nephelis 292.
Nephrops 760.
Neptis 300.
Neptunus 690.
Nereis 46, 357, 439, 530, 711.
Nerita 78, 202.
Neritina 620.
Nerocila 51.
Nerophis 549ff., 724.
Nestbau der Makropoden 524.
— der Salangane 524.
— des Seestichlings 523.
Nestwache bei Fischen 526.
— bei Riesensalamandern 526.
Nettium 439.
Neuguinea-Insulanerin, Brustbildung 591.
Neuroptera, selbständige weibliche Begattungswege 285, 288.
Neuroterus 514.
Nisoniades 217, 299, 301.
Noctilio 401, 749.
Noctuidae, Duftorgane der Männchen 406f.
Nomia 313.
Nothocrax 431.
Notidobia 216, 405.
Notocidaris 536.
Notodelphyidae, Zwergmännchen 665.
Notomastus 123.
Notommata 672.
Notonecta 222, 509.
Notopterophorus 565, 665.
Notoryctes 473.
Nototrema 546f., 624.
Notris 412, 738.
Nucula 535.
Nudibranchier, Penis 204.
Numida 487.
n'utsche der Kaffernstämme 477.
Nyala 445, 451.
Nycteris 340.
Nycticeius 725.
Nymphalidae, Duftschuppen der Männchen 408.
— Harpen 300.
Nymphon 541.

Ocnogyna 656.
Ocnus 50.
Ocreatus 450.
Octokorallien, Geschlechterverteilung 43.
Octopoda, Begattungsorgane 150ff.
Octopus 152, 153, 158, 528.
Ocythoe 154, 661.
Odonata, Geschlechtsfarben d. Männchen 439.
Geschlechtsfarben 444.
männlicher Greifapparat 305f.
- Kopulationsmarken 306.
— Ovipositor und Eiablage 508f.
Odontosyllis 461.
Oecanthus 179, 384, 419.
Oediceros 361.
Oedogonium 20, 25.
Oeneis 411.
Oerstedtia 46.
Oestrus weiblicher Säugetiere 354.
Oidemia 430.
Oikopleura 64, 109.
Okapia 491, 495.
Oligochaeta, Ausfall der Geschlechter 681.
— Clitellum 501f.
Geschlechtsborsten 308.
- Haftlappen 330.
- Hermaphroditismus 59.
Penis 193.
Omphaloide Plazenta der Beuteltiere 627.
Oncaea 309.
Onchidiopsis 48.
Oncidiella 341.
Oncidium 345.
Oncorhynchus 682.
Onychophora, Brutpflege 607, 622.
— Plazentabildung 632.
Ooecien der Bryozoen 35, 635f.
Oogonien 18ff.
Ooperipatus 607.
Ophiacantha 574.
Ophiactis 531.
Ophiderpeton 327.
Ophidia, Analsäcke 386.
— Begattung 229.
— Penis 226ff., 340.
Ophidium 56.
Ophioglypha 531, 574.
Ophiomyxa 574.
Ophiothrix 442.
Ophiuroidea, Begattung 113.
— Brutpflege 531, 573f.
— Hermaphroditismus 49.
Ophryotrocha 46, 527.
Opisthobranchia, Begattung 204, 284.
— selbständige weibliche Begattungswege 283f.
— Hermaphroditismus 59.
— Penis 203f.
Opisthoteuthis 155.
Opistoma 97, 100.
Oppelia 530.
Orchestia 54, 705.
Orchideen, Dimorphismus der Blüten 40.
Orchistoma 442.
Oreotragus 730.
Orgyia 366, 396, 657, 766.
Orina 611, 618.
Oriolus 445.
Ornamentale Sexualcharaktere, ihre Deutungsversuche 764f.
Ornithobilharzia 63.
Ornithoptera 444.
Ornithorhynchus 237, 240, 339, 343, 469, 561, 587f.

Ortalis 431.
Orthezia 534.
Orthochordeuma 135.
Orthochordeumella 135.
Orthoecus 33.
Orthonectiden, Begattung 119.
Ortyx 487.
Orycteropus 613.
Oryctes 418, 447.
Oryx 499, 730.
Oryzoryctes 472.
Oscines, Kropfnahrung der Jungen 586.
Werbung der Männchen 783.
Os cornu des Gehörns der Wiederkäuer 490ff.
Osmia 333, 583.
Os priapi 247f.
Osteogeniosus 569.
Ostracoda, Brutraum 566.
— männliche Greifantennen 319.
— männliche Greiffüße 318.
— Männchenausfall 678.
Ostrea 48, 573.
Otaria 451.
Otariden, Gebiß als sexuelle Waffe der Männchen 485.
— Knochenkämme am Schädel der Männchen 487.
Otiorrhynchus 679.
Otis 432, 450.
Otoclinus 339.
Ovarialträchtigkeit 616ff.
— bei Callistochiton 617.
- bei Insekten 617f.
- bei Knochenfischen 619.
- bei Nemertinen 616f.
bei Patella 617.
— bei Skorpionen 617.
Ovibos 498.
Ovicellen ektoprokter Bryozoen 579f.
Oviparität 610ff.
Ovipositor des Bitterlings 516f.
- der Blattwespen 510.
— der Dytisciden 504f.
— der Fliegen 504.
— der Gallwespen 514.
- der Holzwespen 510.
- der Hymenopteren 509ff.
— der Libellen 508f.
- von Musca 281.
- der Orthopteren 507f.
- der Phalangiden 518.
- der Rhynchoten 509.
der Schlupfwespen 511, 513, 521.
der Schmetterlinge 503.
der Tachinen 515.
der Thripsiden 506.
der Thysanuren 506.
Ovis 258, 265, 274, 353, 354, 356, 373, 375, 413, 473, 475, 498, 593, 595, 598, 631, 731, 747.
Ovoviviparität 610ff.
Ovulation und Brunst b. Säugetieren 355.
— u. Paarung bei Säugetieren 356.
Oxycephalidae, männliche Spürantennen 362.
Oxyhaloa 604.
Oxypogon 450.
Oxyptila 145.

Paarung s. Begattung.
Paarungsruf der Vögel 434.
Pachydrilus 108.
Pachyuromys 275.
Paedogamie 3.
Paedogenese von Fliegenlarven 643, 709.
Pagellus 55.
Paguridae, Brutpflege 543.
— männliche Greiffüße 310.
— Samenübertragung 160, 161.
Paguristes 543.
Pagurus 760.
Pala, am Stridulationsorgan d. männlichen Corixa 416.
Palaemon 160, 161.
Palaeochoerus 485.
Palaeornis 185.
Palaeotragus 731.
Palamedea 488.
Palingenia 371.
Palolowurm 107.
Paludina 202, 203, 606.
Palythoa 74.
Pamphagus 727.
Panchlora 604.
Pandora 48, 49.
Panorpidae, männlicher Greifapparat 303.
Panterpe 736.
Pantopoda, Begattung 113.
— Brutpflege 531, 540f.
— Neotenie 713.
Panurgus 585.
Papilio 444, 691ff., 726, 734.
Papilionidae, Duftorgan der Männchen 410.
- Duftschuppen d. Männchen 408.
Geschlechtsfarben 444.
Harpen 300.
- sexuelle Isolation 305.
männlicher Kopulationsapparat 304.
Papio 451.
Papuas, Bartwuchs 452.
Paradiseidae, Geschlechtsabzeichen der Männchen 439.
Geschlechtsfarben 444.
Schaustellungen d. Männchen 457.
- Trachealschlinge d. Männchen 430.
Paradoxurus 388.
Paramermis 177, 677.
Paraseison 672.
Parastacidae 160.
Parastacus 760.
Paratheria 236.
Parautolytus 530.
Paravortex 638.
Pardosa 141, 452, 540.
Parexorista 611.
Parnassius 276, 277.
Parovarium weiblicher Säugetiere 759.
Parra 488.
Parthenogenese bei Süßwassernematoden 680f.
Parthenothrips 679.
Pavo 444, 450, 457, 487, 766.
Passer 234, 471, 720.
Patella 48, 104, 617.
Pauken am Stimmorgan männlicher Entenvögel 429.
Patina 140.
Pechipogon 407.
Peckhamia 453, 454.
Pecten 48.
Pectinatella 636.
Pediculoides 607, 647f.
Pediculopsis 607, 647, 662, 707.
Pediculus 224.
Pelau-Insulanerin, Scham-Tattuierung 483.
Pelea 499, 730.
Pellenes 453, 454.
Pelmatochromis 569f., 724.
Pelobates 117, 329.
Pelseneeria 48.
Pemphiginae, Reduktionen am Körper der Geschlechtstiere 681.
— Rückbildung des Receptaculums parthenogen. Weibchen 684.
— Polymorphie des weiblichen Genitalapparates 685.
Penaeidae, Thelycum d. Weibchen 162.
Penelope 229, 233, 431, 739.
Penis bei Acrididen 199.
- der Affen 251, 252, 476.
- bei Ampullarien 202.
- der Annamiten 271.
der Antilopen 242, 243.
- von Apteryx 233.
bei Bären 241.
der Beuteltiere 240, 244, 256.
- bei Bienen 218.
— bei Blattiden 199.
von Branchipus 295.
— der Buschmänner 271, 272.
- von Casuarius 233.
- von Cavia 296.
- bei Centetiden 246.
- der Cerviden 476.
- der Chilopoda 199.
— bei Cirripedien 195.
— von Clinus 205f.

Penis von Coelogenys 297.
— bei Cyclostomiden 203.
- der Cyphophthalmi 199.
des Dachshundes 270.
bei Daphniden 195.
bei Delphinen 244.
von Derostoma 295.
bei Dipteren 267f.
von Dromaeus 233.
von Dytiscus 207ff.
- des Ebers 265.
der Eidechsen 226ff., 340.
- des Elefanten 255f.
- bei Enten 233.
bei Ephemeriden 200.
von Euplocamus 295.
- - bei Federmilben 197.
der Fledermäuse 246, 251, 255.
- - bei Forficuliden 200.
- bei Gänsen 233.
- von Galeopithecus 251.
— der Giraffe 243.
- - von Glaucus 295.
bei Gymnophionen 192.
- der Hausente 230ff., 340.
von Helix pomatia 188.
- - bei Hirschen 244.
- - bei Hokkos 233.
- der Honigbiene 219.
- des Hundes 241, 249, 252, 348.
der Huftiere 252.
bei Hystricognathen 296.
von Hystrix 296.
- bei Insektenfressern 246.
- bei Käfern 266f.
- bei Katzen 241.
- bei Kieferegeln 185f.
- bei Krokodilen 234ff.
- von Limax maximus 190.
- - von Limnodrilus 193.
- - der Limnophiliden 297.
von Lina populi 211f.
- - von Lucanus 213.
- von Lumbriculus 193.
von Machilis 199.
- - bei Mardern 241.
- der Melanesier 271.
- - von Melolontha 214ff.
- - des Menschen 237ff., 251, 252.
- von Microlestes 211.
- bei Milben 196.
- bei Monotremen 236f., 244.
des Moschustieres 243.
von Nagetieren 240, 246, 295f.
des Nashorns 241.
der Neger 271.
- bei Nudibranchiern 204.
bei Oligochaeten 193.
— von Oncidiella 341.
bei Opisthobranchiern 203f.
bei Paarhufern 241ff.
von Paludina 202.
Penis des Pferdes 241, 253ff.
- - der Phalangiden 197f., 341.
- bei Phasmiden 199.
von Phocaena 255.
- - bei Phryganiden 216.
- - von Physa inflata 213.
von Planorbis 341.
von Platanista 348.
von Polyartemiella 295.
- - von Priapion 196.
— bei Primaten 240f.
— bei Prosobranchiern 201ff.
- bei Ratiten 229, 233.
- bei Raubtieren 241.
von Rhea 233.
- der Rinder 243f., 476.
— bei Rhipidoglossen 202.
von Saccocirrus 192.
- - bei Sarcoptiden 197.
— der Schafe 242.
der Schildkröten 234ff.
— der Schlangen 226ff., 340.
- bei Schmetterlingen 218.
bei Schnecken 191.
- - beim Schwan 233.
— der Schweine 242, 255.
- von Sciurus 270.
— bei Sirenen 244.
bei Stomatopoden 194.
— bei Strudelwürmern 194.
— von Struthio 233.
des Tapirs 241.
von Telephorus 213.
- - bei Termiten 200.
- - von Tinamus 233.
der Thysanuren 199.
— bei Traguliden 242.
bei Trematoden 185.
von Trichothrips 220f.
- der Turbellarien 185, 341.
— der Vögel 229ff.
- bei Walen 244ff., 257.
— bei Wespen 218.
- der Wiederkäuer 255.
- der Ziegen 242, 243.
— Definition 169.
Penisfutterale der Bewohner Neu-Guineas u. d. Nachbarinseln 477f.
Penisknochen 247f.
— des Dachshundes 270.
— von Diplodocus 248.
— bei Fledermäusen 340.
— der Muriden 270.
— bei Nagetieren 340.
— als Reizorgan 340.
Penismuskulatur der Säugetiere 256f.
Penis pendulus 251.
Penis mit Reizeinrichtungen 340ff.
— mit künstlichen Reizvorrichtungen beim Menschen 342.
Penisrudiment bei der Dohle 234.
Penisrudiment beim Haushahn 234.
bei Krähen 234.
- beim Löffelreiher 234.
- bei Raubvögeln 234.
beim Truthahn 234.
- - beim Wasserhuhn 234.
Penis, Stachelbekleidung 340f.
Penisstulpe der Bewohner Brasiliens 477.
Penistasche der Säugetiere 249ff.
Penistrachten v. Naturvölkern 477ff.
Pennatula 43.
Pentagenia 683.
Peracantha 121.
Perameles 290, 562, 747.
Peramys 562, 592.
Perca 113, 437, 461, 777.
Perdix 487, 783.
Perinealdrüsen der Zibet- und Ginsterkatzen 388.
Perineum der Säugetiere 249ff.
Peripatopsis 607, 632.
Peripatus 607, 632.
Periplaneta 359, 603.
Perissodactyla, Scrotalbildung 470.
Perla 53, 359, 703.
Perlfisch 334.
Perlidae, Begattung 182.
— Flügelrückbildung b. Männchen 359f., 703.
— Hochzeitstänze der Männchen 455.
— Mixipodium 182.
— männlicher Polymorphismus 703.
Perlmuschel 48.
Perlorgane männl. Knochenfische 334.
Perrhybris 734.
Peruaner, Inzucht 374.
Petaluridae, Ovipositor 509.
Petaurus 445.
Petiolus von Arrhenurus 303.
Petromyzon 170, 658, 682.
Pezophaps 488.
Pezotettix 421.
Pflanzen, sexueller Dimorphismus 41.
Phacochoerus 732.
Phalanger 736.
Phalacrocorax 440.
Phalangeridae, weibliche Genitalwege 289.
Phalangidae, Begattung 199.
— Hermaphroditismus 54.
— Legebohrer und Eiablage 518.
— Penis 197f., 341.
Phalangista 240, 288, 339, 562.
Phalangium 54, 197f., 517.
Phalaropus 529, 723.
Phallodrilus 108.

Phallusia 105.
Phanacis 679.
Phanerogamen, sexuelle Konstitution 28.
Phaneroptera 179.
Phaneropteriden 182.
Pharmacophagus 726.
Pharomacrus 450.
Phascolarctus 339, 563.
Phascologale 562.
Phascolomys 290, 339.
Phascolosoma 111.
Phasenwechsel (bei Pflanzen) 33.
Phasianidae, Geschlechtsabzeichen der Männchen 448.
— Geschlechtsfarben 444.
Sporen der Männchen 487f.
Übertragung von Sporen auf Hennen 728f.
Übertragung männlicher Schmuckfarben auf Weibchen 735.
Phasianus 487, 718.
Phasmia 679.
Phasmidae, Flügelausstattung der Männchen 359.
— Flügelrückbildung d. Weibchen 658.
Legeapparat 507.
— Männchenausfall 678f.
Penis 199.
Phassus 408.
Phausis 658.
Phelsuma 229, 327.
Phengodes 461ff.
Pherusa 578.
Philaeus 443, 766.
Philodina 673.
Philodinidae, Schwinden der Männchen 673.
Philomedes 683.
Philonexidae, Zwergmännchen 661.
Phoca 446.
Phocaena 244, 255, 756.
Pholcus 144, 540.
Phonapate 418.
Phonygammus 430, 739.
Phoronis 59, 533.
Phosphaenus 372, 461, 658.
Photinus 461f.
Phoxichilus 541.
Phoxichilidium 541.
Phoxinus 334.
Phronima 362.
Phryganidae, Duftorgane der Männchen 404.
Hochzeitstänze der Männchen 455.
Penis 216.
Phylactocarpen 39.
Phyllium 358.
Phyllobates 532.
Phyllodactylus 229, 327.
Phyllodromia 55, 402.
Phyllomedusa 122.
Phyllomorpha 538.
Phyllophorus 637.
Phyllopoda, Brutpflege 543.
— männliche Greiffüße 311.
— Männchenausfall 679.
Phyllorhina 401f., 725, 737.
Phyllostomatidae, Uterus simplex 614.
Phylloxera 686f.
Phylloxerinae, Reduktionen am Körper der Geschlechtstiere 681.
Physa (Käfer) 213.
Physeter 659.
Physocephala 283.
Physophora 38.
Physopoda, Begattung 221.
— Penis 220f.
Phytoptipalpus 707.
Picus 434.
Pieridae Duftschuppen der Männchen 408.
— Geschlechtsfarben 444.
Pieris 269. 372, 409, 411.
Pilze, Fortpflanzung 21.
Pinnipedia, Gebiß als sexuelle Waffe der Männchen 485.
— Geschlechtsabzeichen der Männchen 448.
— Scrotum 473.
Pinnotheres 542.
Piona 132.
Pionosyllis 436.
Pipa 426, 548f., 602, 624.
Pipistrellus 270.
Piranga 445, 766.
Pisaura 415.
Pisauridae, Brutpflege 540.
Pisces, Geschlechtserregung durch Tastsinne 380.
– Hochzeitskleid der Männchen in seiner Betätigung 460f.
— trommelnde Fische 426.
Piscicola 293.
Pithecia 451.
Pitta 736.
Placophora, Brutpflege 535.
Planaria 341.
Planarien, wechselseitige Begattung 98.
Variabilität der Begattungsorgane 269.
Planorbis 341.
Platalea 234.
Platanista 338, 348.
Platycnemis 509.
Platypodidae, Tragorgane der Weibchen für Pilzfäden 585.
Platyrhacus 137.
Plazentabildungen 625ff.
Plazentabildung bei phylactolaemen Ektoprokten 635f.
von Hemimerus 631f.
bei Onychophoren 632.
Plazentabildung der Säugetiere 627ff.
— der Salpen 633f.
— bei Tunikaten 632ff.
Plea 509.
Plecoptera, männliche Greifzangen 298.
— Hermaphroditismus 53.
Plecotus 246, 280.
Plectropterus 488.
Plectus 678.
Pleurobranchidae, Penis 203.
Pleurota 657.
Plumatella 104, 636.
Plumularia 31, 36.
Plumulariiden 39.
Pneumora 421.
Podicipes 184, 440, 529.
Podon 195, 563, 709.
Podoplea 135.
Poecilia 164ff., 619, 772.
Poephagus 243.
Pollenkorn 29.
Pollensack 29.
Pollensammelapparate der Bienen 583ff.
Pollenschlauch 29.
Pollicipediden 67.
Pollicipes 69, 101.
Polyartemiella 295.
Polyarthra 673.
Polyblastus 534.
Polybostrichusform von Autolytus 357, 361.
Polycarpa 74.
Polychaeta, atoker und epitoker Zustand 357.
— Begattung 123.
— Brutpflege 530, 536.
— Dissogonie 711.
Entleerung d. Geschlechtszellen 107, 110, 111.
Geschlechtsausführwege 758.
Gonochorismus 46.
Hermaphroditismus 46.
Reduktionen am Körper d. Geschlechtstiere 681.
Polyclinidae, Brutpflege 567.
Polydesmidae, Begattung 137.
— Gonopodium 136.
Polydesmus 137.
Polygamie und sexuelle Waffen 487.
Polyergus 695.
Polygordius 46, 71, 108.
Polymorphismus der Weibchen von Acentropus 690.
von Aeschna 694.
weiblicher Ameisen 695.
männlicher Amphipoden 705.
— der Weibchen der Aphiden 688.
— — — von Asplanchna 685.
männlicher Blattläuse 703.

Polymorphismus der Männchen von Cambarus 704.
— männlicher Diplopoden 701.
— — weiblicher Dytisciden 695.
— der Männchen von Embia 703.
— — männlicher Feigeninsekten 703.
— der Weibchen socialer Hymenopteren 688f.
— der Männchen von Inachus 702.
— männlicher Lamellicornier 699f.
— der Männchen 696ff.
— männlicher Milben 697f.
— der Männchen des Ohrwurms 700f.
— männlicher Perliden 703.
— — der Männchen von Pontoporeia 696.
— der Weibchen von Portuniden 690.
— — — — von Pterygosoma 688.
— — — — der Reblaus 686f.
— der Männchen von Rheumatobates 696.
— — — — von Saron 705.
— männlicher Spinnen 698.
— mimetischer weiblicher Tagfalter 691ff.
— männlicher Tanaiden 701.
— der Weibchen bei Thysanopteren 688.
— von Weibchenformen 684ff.
Polynoë 536.
Polyoestrische Säugetiere 354.
Polypedates 122.
Polyphemidae, Brutraum 563.
Polyplectron 488, 735.
Polymastie s. Hypermastie.
Polystomum 81, 306, 307, 336.
Ponera 740.
Ponerinae, Giftstachel 521.
Pontiothauma 760.
Pontoporeia 696.
Porcellana 443.
Porenplatten der Fühler der Honigbiene 366.
Poromya 72.
Poromyiden 48.
Portunion 556f., 664, 707.
Portunidae, Polymorphismus der Weibchen 690.
Potamanthus 370, 684.
Potamochoerus 732.
Potamogale 472.
Präanalorgane der Lacertilier 326.
Präponderanz 719ff.
— des männlichen Geschlechts 719ff.
— des weiblichen Geschlechts 723ff.
— der Weibchen bei Bienen 725.
Präponderanz der Weibchen bei Fischen 724.
— — — bei Fledermäusen 725.
— — — bei Heuschrecken 727.
— — — bei Schmetterlingen 725f.
— mimetischer weiblicher Schmetterlinge 725f.
— der Weibchen bei Spinnen 727.
— — — bei Vögeln 723.
Praeputium 252ff.
Präputialdrüsen des Bibers 387.
— der Bisamratte 387.
— der Nagetiere 387.
Prestwichia 360.
Priapion 195.
Primates, Eichel 245.
— Penis 240f.
— Scrotum 473.
— Tragen der Jungen 532.
— Zitzenanordnung 593.
— Zitzenzahl 592.
Pristina 681.
Probopyrus 554f.
Proboscidea, Hodenlagerung 469.
Procerodes 100.
Processus vaginalis des Scrotums der Säugetiere 467.
Procnias 448.
Procyon 248.
Prodajus 555, 664.
Progenese (= Frühreife) 711.
Proliferationstypus der Säugetierzitze 589ff.
Prooestrum weiblicher Säugetiere 354.
Prorhynchus 100.
Prosadenoporus 46.
Prosimiae, Clitoris 749.
— Eichel 339.
— Schamlippen 273.
— Scrotalbildung 470.
— Uterusform 614.
Prosobranchia, Begattung 202.
— selbständige weibliche Begattungswege 284.
— Brutpflege 603, 606.
— Entleerung d. Geschlechtszellen 110, 111, 112.
— Gonochorismus 47.
— Hermaphroditismus 48.
— Penis 201ff.
Prosopis 270.
Prosorochmus 46, 617, 638.
Prostatasekret bei Säugetieren 275.
Proterandrie 81.
— bei Cestoden 84.
— — Crepidula 89.
— — Cucumaria 82.
— — Geonemertes 81.
— — Hemiontsciden 92.
Proterandrie bei Insekten 374.
— — Liriopsiden 91, 92.
— — Myxine 83.
— — Myzostoma 87, 88.
— — Opisthobranchiern 84.
— — Pulmonaten 84.
— — Strudelwürmern 84.
— — Termitoxenia 90.
— — Tunicaten 84.
— und Inzucht 374.
— Ursachen 85.
Proterogonie 81ff.
Proterogynie 81.
— — Cestoden 84.
— — Entoprocten 85.
— — Pulmonaten 84.
— — Pyrosomen 85.
— — Salpen 85.
— — Synapta 84.
— Ursachen 86.
Proteus 609, 620, 713.
Prothallium 26, 28.
Protoceras 500.
Protodrilus 46, 70, 108.
Protoparce 406, 411.
Protopterus 526.
Protozoen, Fortpflanzung 1ff.
Pseudaxis 496.
Pseudobranchellion 293.
Pseudobranchus 713.
Pseudococcus 360.
Pseudopsolus 50.
Pseudopus 227.
Pseudorhiza 46.
Pseudorhynchus 342.
Pseudoskorpione, Begattung 127.
— widderhornartige Organe 381.
Psilura 365.
Psolus 535, 544.
Psyche 366, 657, 679.
Psychidae, Männchenausfall 679.
Pteraster 544f., 601.
Pterobranchia, geschlechtliche Konstitution 33, 36.
Pterocephalus 9.
Pterophoridae, Duftschuppen 412.
— männlicher Kopulationsapparat 304.
Pteroplataea 621.
Pteropoda, larvale Frühreife 707.
— Zwittergonade 75.
Pteropus 401.
Pterotrachea 332.
Pterygioteuthis 152, 155.
Pterygopodien der Haie 171.
Pterygosoma 688.
Ptychobranchus 572.
Pudua 495.
Pulex 225.
Pulmonata, Brutpflege 606.
— Geschlechtserregung durch Tastsinne 379.

Pulmonata, sexuelle Geschmacksreize 383f.
— Hermaphroditismus 59.
— Inzucht 375.
— Liebespfeile 344f.
— Reizkörper 381.
— Selbstbefruchtung 102f.
— Selbstbegattung 102.
Pupipara, Anpassung durch Schmarotzertum bei Weibchen 651f.
— Brutpflege 605, 623.
Purpura 201.
Putorius 748.
Pycnogonum 541.
Pygaera 223, 394.
Pygopus 721.
Pyrophorus 461f.
Pyrosomen, Brutpflege 603.
— Frühreife 707.
— Proterogynie 85.
Pyrrhula 445, 586.
Pythium 22.
Python 228.

Quadrula 571f.
Querquedula 430.
„Quinos", mexikanischer Tierzüchter 373.

Rana 56, 117, 328, 349, 427, 438, 774.
Rangifer 730.
Raphidia 285.
Raphidrilus 93, 638.
Rappia 538.
Ratiten, Penis 229, 233.
Receptaculum seminis 76.
Reduktion der Männchen bei Cirripedien 68ff.
— — bei Nematoden 66, 72.
Reduktionen, experimentelle 676.
— am Körper von Geschlechtstieren 681f.
Regenwürmer, Begattung 123.
wechselseitige Begattung 99.
Clitellum 124.
Reizkörper von Agriolimax 345.
von Nacktschnecken 381.
Reizorgane bei Anaperus 344.
bei Euproctus 343.
der Juliden 346.
bei Neomenien 344.
bei Oncidium 345.
bei männlichen Schildkröten 343.
bei Zonites 345.
Renilla 33.
Reptilia, Artkreuzungen 372.
Geschlechtsabzeichen der Männchen 447.
Hodenlagerung 471.
Reptilia, Präponderanz der Männchen 720.
— Übertragung männlichen Schmucks auf Weibchen 736.
— Viviparität 610ff.
Restmännchen der Cirripedien 70.
— von Sacculina 708.
Retinaculum am Spinnengonopodium 140.
Retinulum am Spinnengonopodium 140.
retromeningente Säuger 250.
Rhabditidae, sekundärer Hermaphroditismus 64.
Rhabditis 64ff., 72, 642, 678.
Rhabdocoela, Brutpflege 638.
Rhabdonema 642.
Rhabdopleura 33.
Rhacophorus 539.
Rhea 233, 529.
Rheinhardtius 450.
Rhesusaffe 771.
Rheumatobates 696.
Rhinoceros 338, 352, 500.
Rhinoderma 570, 602, 625.
Rhinolophidae, Vaginalpfropf 281.
Rhinolophus 246, 339.
Rhinops 672.
Rhipicephalus 537.
Rhitrogena 683.
Rhizocephala, Frühreife der Männchen 708.
— Restmännchen 708.
Rhizothera 728.
Rhodeus 118, 437, 516f., 773, 777.
Rhodites 679.
Rhodocera 223.
Rhopalura 119.
Rhynchaea 431, 529, 723.
Rhynchocidaris 536.
Rhynchota, Ovipositor und Eiablage 509.
— sexuelle Stridulationsorgane der Männchen 416.
Rhyssa 512.
Rinder, Penis 243f.
Robben, Begattung 259.
Rodentia, Ampullen der Samenleiter 258.
Brunstperioden 354.
Clitoris 748.
Descensus testiculorum 472.
Eichel 339.
Hoden und Brunstzeit 353.
Fehlen der Müllerschen Gänge bei Männchen 755.
Penis 246, 295f.
Penisknochen 340.
Plazenta 628.
Präputialdrüsen 387.
Scrotalbildung 469.
Uterusform 613.
Rodentia, Vaginalpfropf 275.
— Vaginalverschluß 274.
— Variabilität der Begattungsorgane 270.
Rosenstock des Geweihs der Hirsche 495f.
Rossia 155, 157, 372.
Rotatoria, Begattung 291.
— Brutpflege 530, 533, 606.
— Heterogonie 674.
— Zwergmännchen 672ff.
Rotifer 638, 673.
Roussettus 259f.
Ruminantia, Gehörnbildungen 490ff.
— Gesichtsdrüsen 391f.
— Plazenta 628.
— sexuelle Waffen der Männchen 488ff.
— Zitzenanordnung 593.
— Zitzenbildung 591.
Rupicapra 391, 497.
Rusa 496.
Ruticilla 442, 445.

Sabella 47.
Sabussowia 60.
Sacci vocales der Frösche und Kröten 427.
Saccocirrus 192.
Saccogaster 205, 619.
Sacconereiform von Autolytus 357, 639.
Saccopteryx 401.
Sacculi laterales der Seidenspinner 395.
Sacculina 708.
Sadismus 347.
Sägeplatten der Chimaeren 346.
Säugen und Brunst bei Säugetieren 356.
Sagitella 71, 540.
Saiga 730.
Salamander, Hermaphroditismus 57.
Salamandra 126, 399, 611, 620, 624.
Salmacina 46f.
Salmo 56, 658, 713.
Salmonidae, Geschlechtswege 758.
— Hakenbildungen 682.
Salpa 633.
Salpen, Brutpflege 603.
— Plazentabildung 633f.
Salticus 318.
Salvinia 26.
Samenanlage bei Pflanzen 29.
Samenblasen bei Säugetieren 275.
Samotherium 731.
Sapphirina 442.
Sarcidiornis 448.
Sarcophaga 268, 605f.
Sarcophilus 562.
Sarcopsylla 652f.

Sarcoptidae, selbständige weibliche Begattungswege 284.
— Frühreife 707.
— Penis 197.
Sargus 55.
Saron 705.
Saturnia 366, 393f.
Satyridae, Duftschuppen der Männchen 408.
Satyrus 411.
Saugnäpfe der Heteropoden 332.
Scalpellum 67f., 666ff.
Scaphium der Lepidopteren 301.
Sclerostomidae, Begattungszeichen 276.
„Schadhirsche" des Weidmannes 496.
Schachtelhalme 26.
Schafe, Penis 242.
Schallblasen der Frösche und Kröten 427.
Schamkapseln europäischer Kulturvölker 479f.
Schamlippen 272ff.
Scham-Tattuierung 482f.
Schaustellungen der Männchen in ihren Wirkungen 457f.
Scheide s. Vagina.
Scheidenblindsack der Beuteltiere 290.
Scheidenvorhof 273f.
Schenkelsammler bei Bienen 583.
Schienensammler bei Bienen 583.
Schistocerca 200, 503.
Schistoceros 739.
Schistotaenia 84, 291.
Schizocarpus 707.
Schizocera 364.
Schizopoda, Brutpflege 554.
Schläfendrüse des Elefanten 391.
Schnäbeln der Vögel 381.
Schokland-Bewohner, Inzucht 374.
Schrillader des Stridulationsorgans der Heuschrecken und Grillen 419ff.
Schrillkante des Stridulationsorgans der Heuschrecken und Grillen 419ff.
Schwämme, Geschlechtervertеilung 42.
Schweine, Penis 255.
Schwellgewebe im Penis von Helix 191.
— — — der Krokodile 235.
— — — der Schildkröten 235.
Schwellkörper 244ff.
— beim Menschen 237ff.
— bei Monotremen 237.
Schwellknoten des Hundepenis 246, 278.
Sciaenidae, Trommelorgan 426.
Sciaphilus 372.
Sciuridae, Penis 240.
Sciurus 270, 340, 441, 593, 748, 755.
Scolopendra 527.
Scorpaenidae, Ovarialträchtigkeit 619.
Scorpionidea, Brutpflege 606.
Scopophorus 392.
Scotornis 450.
Scrotaldrüsen der männlichen Krallenaffen 401.
Scrotum der Säugetiermännchen 465ff.
— seine biologische Bedeutung 474.
Scrotumartige Bildungen bei Säugetierweibchen 754.
Scyllium 171.
Scymnus 173, 621.
Scyphomedusen, Gonochorismus 46.
— Hermaphroditismus 46.
Scytophorus 44.
Scytotiden 139.
Sechsergeweih usw. der Hirsche 496.
Secundinae 630.
Segestria 138, 139.
Seison 672.
Seisonidae, bisexuelle Fortpflanzung 673.
Selache 173.
Selachier, Begattung 171ff.
— Mixipodien 171ff.
Selbstbefruchtung 102ff.
— bei Ascidien 104f.
— — Bryozoen 104.
— — Ciona 105.
— — Hydra 104.
— — Muscheln 104.
— — Nematoden 103, 104, 105.
— — Nemertinen 104.
— — Patella 104.
— — Pulmonaten 102f.
— — Raublungenschnecken 103.
— — Serranus 55.
— — Teleostiern 55, 104.
— — Termitoxenia 104.
— — Trematoden 102.
— — Turbellarien 102, 104.
— und Inzucht 105.
Selbstbegattung 99ff.
— — Cestoden 101, 283.
— — Cirripedien 101.
— — Limnaeus 102.
— — Trematoden 101.
— — Turbellarien 100.
Semiplazenta 628.
Semnopithecus 630.
Semotilus 115, 334.
Sepia 150, 152, 158.
Sepiola 158, 308.
Seps 611, 626.
Sericostoma 404.
Serinus 586.
Serolis 310.
Serphus 537.
Serpulidae, Hermaphroditismus 47.
Serranidae, Maulbrutpflege 569.
Serranus 55.
Sertularia 39.
Sexualdimorphismus bei proterandrischen Zwittern 87ff.
Sexualität, deren Rückbildung bei Oligochaeten 681.
Sexuelle Degeneration, psychische, bei Nematoden 66.
Sexuelle Isolation 269, 305.
Siamanga 474.
Sicariidae, Lautorgane 415.
Sicistinae, männliche Begattungsorgane 270.
Sicus 283.
Sida 361, 563.
Sigara 222, 416.
Silpha 314.
Silphidae, männliche Greiffüße 314.
Siluridae, Maulbrutpflege 569.
Simiae, Bartbildungen der Männchen 451.
— Beckenform der Geschlechter 615.
— männliches Begattungsglied 476.
— Brunstmerkmale der Weibchen 481.
— Clitoris 749.
Descensus testiculorum 472.
— Gebiß als sexuelle Waffe der Männchen 485.
Geschlechtsfarben 446.
— Knochenkämme am Schädel der Männchen 487.
— Ovulation und Brunst 355.
— Plazenta 628.
— Schamlippen 273.
— Scrotalbildung 470.
— Scrotum als sexuelles Schaumerkmal 474.
— Uterusform 614.
— Vesicula prostatica 755.
Simia satyrus 241, 247, 390, 451, 485.
Simocephalus 563f.
Simorhynchus 441.
Simuliiden, Männchenaugen 369.
Simulium 371.
Singtöne der Culiciden und Chironomiden 425.
Sinus prostaticus männlicher Säuger 755.
Siphlurus 370, 683.
Siphonaptera, Begattung 224f.

Siphonaptera, männlicher Greifapparat 303.
Siphonophoren, geschlechtliche Konstitution 33, 36.
Siphonops 608f.
Siphostoma 116.
Siredon 712.
Siren 713.
Sirenia, Hodenlagerung 469.
— Penis 244.
Sivatherium 492.
Smaris 56.
Smerinthus 372, 375, 406.
Sminthopsis 561, 592.
Sminthuridae, männliche Greifantennen 321.
Sminthurides 321.
Sminthurus 130, 321.
Somaliweiber, beginnende Steatopygie 779.
Solenobia 679.
Solenodon 594.
Solenopsis 689.
Solenostoma 552.
Solifuga, Begattung 130.
— Brutpflege 606.
— Körperanhänge der Männchen 784.
Sorex 353, 390, 472, 749.
Soricidae, Duftdrüsen 390.
— Kloake 250.
Spadix der Männchen von Nautilus 156.
Spariden 55.
Spatangidae, Entleerung der Geschlechtszellen 110.
Spathegaster 514.
Spatula 439.
Spermaceti der Wale 659.
Spermatophore bei Arion 188.
— — Blutegeln 292f.
— — Cephalopoden 150ff.
— — Chordeuma 278.
Copepoden 132.
Diplopoden 136.
Dytiscus 210, 277.
Gamasiden 131.
Grillen 182, 277.
— — Locustiden 277.
— der Wassersalamander 125.
Spermatophylax der Heuschrecken 278.
Spermophilus 340.
Sphaeriidae, Brutpflege 573.
Sphaeroma 52, 559f.
Sphaeromidae, Brutpflege 559f., 602.
Sphaerosyllis 536.
Sphaerotherium 416.
Sphaerularia 654ff.
Sphecodes 268, 270.
Sphingidae, Duftorgane der Männchen 406.
Harpen 300.
männlicher Kopulationsapparat 304.
Sphinx 372, 406, 411.
Spicula der Nematoden 177f.
Spiegel des Stridulationsorgans der Locustiden 421.
Spießergeweih der Hirsche 495.
Spilispa 418.
Spinachia 523.
Spinax 173.
Spirachtha 618.
Spirogyra 15.
Spirorbis 47, 112, 536, 575f.
Spirula 155.
Sporaeginthus 766.
Sporen der männlichen Hühnervögel 487f.
— — — — ihre Übertragung auf Weibchen 728f.
Spornbildung bei Euproctus 343.
— bei männlichen Monotremen 343f.
Sporodinia 22, 25.
Sporophoren 32.
Sporophyt 26, 28, 33.
Sporosacs 32.
Sporozoen 9.
Spürantennen männlicher Amphipoden 362.
— — Cumaceen 362.
— — Daphniden 361.
— — Gammarinen 361.
— von Hylecoetus flabellicornis 367.
— der Insektenmännchen 363ff.
— männlicher Nebalien 362.
— — Oxycephaliden 362.
Spürorgane männlicher Lymexyloniden 367.
Squatina 608, 621.
Squilla 195, 443, 542.
Stagmomantis 337.
Staubblatt 29.
Stauronotus 422.
Steatoda 415.
Steatopygie 778f.
Steg am Syrinx der Vögel 428.
Steganura 439.
Stegomyia 225f., 425.
Stegosoma 109.
Steinkorallen, Geschlechterverteilung 44.
Stema des Spinnen-Gonopodiums 140.
Stenobothrus 423.
Stenopelmatidae, Titillator 182.
Stenops 749.
Stenostoma 104.
Stephanoceros 606.
Stephanosphaera 15.
Stereocidaris 531, 536.
Sternaspis 110.
Stichaster 567.
Stichostemma 46, 104, 611.
Stilpnotia 396.
Stimmapparat von Botaurus 433f.
— von Eupodotis 432f.
— der Frösche und Kröten 426ff.
Stimmorgan der Säugetiere 434f.
Stimmorgane der Vögel 428ff.
— — — ihre Übertragung von Männchen auf Weibchen 738f.
Stirnfortsatz männlicher Branchipodiden 331.
Stirnorgan männlicher Chimaeren 331.
Stolasterias 535.
Stolzmann, sein Erklärungsversuch der Bedeutung sex. Ornamente 765.
Stomatopoda, Penis 194.
— Geschlechtsfarben 443.
Stomodoca 442.
Stratiomyidae, Männchenaugen 368.
Stratiomys 504.
Strepsiceros 451, 730.
Strepsiptera, Brutpflege 640f.
— Präponderanz der Männchen 721f.
Streptocephalus 322.
Strichkanal der Wiederkäuerzitze 591.
Stridulationsorgane der Coleopteren 418.
— männlicher Glomeriden 416.
— der Grillen und Heuschrecken 419ff.
— — — — ihre Übertragung auf Weibchen 738.
— männlicher Schmetterlinge 416f.
— — Spinnen 415.
— — Wasserwanzen 416.
Strix 234.
Strongylidae, Begattung 177.
— Bursallappen 176.
Strongylocentrotus 771.
Strongylus 176.
Strophosomus 372.
Struthio 233.
Struthiolaria 202.
Stylactis 31.
Stylopsis 567.
Stygicola 619.
Suctoria, Frühreife 707.
Suidae, Gebiß als sexuelle Waffe der Männchen 485.
— Übertragung der Hauer auf Weibchen 732.
Superpositionsaugen männlicher Insekten 370.
Sus 243, 245, 257f., 265, 272, 274, 354, 373, 375, 400, 473, 475, 485, 593, 614, 628, 630f., 732, 742, 747, 756.

Sycandra 42.
Sycozoa 64.
Syllis 47, 639.
Sympetrum 444.
Symphynota 572.
Sympodium 43, 567.
Synapta 50, 84, 637f.
Synaptobothrium 307.
Synascidiae, Brutpflege 567, 637.
— geschlechtliche Konstitution 35.
— sekundärer Gonochorismus 64.
Syngamus 177.
Syngnathus 549ff., 602.
Synoecnema 177.
Synoicum 637.
Syrichthus 407.
Syrinx der Vögel 428, 738.
Syrphidae, Fangflüge der Männchen 371.
— Männchenaugen 369.
Syrphus 504.
Systropha 364.

Tabanidae, Männchenaugen 368.
Tabanus 225, 368, 504.
Tacheocampylaea 344.
Tachina 611.
Tachinidae, Brutpflege 604.
— Legebohrer 515.
Tachypodoiulus 701.
Tadorna 448.
Taenia 101, 291.
Taeniopteryx 360.
Talpa 339, 353, 472, 592, 749.
Tanaidae, männlicher Polymorphismus 701.
Tanganyikia 603.
Tanypus 371.
Tanzschwärme männlicher Dipteren 371.
— — Ephemeriden 371.
Taphozous 401, 737.
Tapirus 241, 473.
Tarachodes 359.
Tarantulidae, Brutpflege 540.
Tardigraden, Brutpflege 530.
Tarentola 229.
Tarentula 698.
Tarsipes 290, 473.
Tarsius 247.
Tastsinne, ihre Betätigung bei der Geschlechtererkennung 377ff.
Tattuierung der weiblichen Schamgegend 482f.
Teleostier, Begattung 113ff., 169.
- Bewerbungsvorgänge 459.
- Brutpflege 528, 545f., 549ff., 568ff.
Detumeszenztrieb 337.
Embryotrophe 622.
Teleostier, Entleerung der Geschlechtszellen 110, 111.
— Geschlechtsabzeichen der Männchen 449.
— Geschlechtsfarben d. Männchen 437, 773.
— Geschlechtswege 758.
— Hermaphroditismus 55.
— männliche Kontaktorgane 333.
— Leuchtorgane als Geschlechtserkennungsmerkmale 464.
— Maulbrutpflege 568f.
Nestwache 526.
Ovarialträchtigkeit 619.
— Perlorgane 334.
— Präponderanz des weibl. Geschlechts 724.
— Wirksamkeit der Geschlechtsfarben der Männchen 777.
Schaustellungen d. Männchen 456f.
— Selbstbefruchtung 55, 104.
Telephorus 213.
Tenthredinidae, Männchenaugen 368.
— Männchenausfall 679.
männliche Greiffüße 314.
— männliche Greiforgane 318.
— Ovipositor u. Eiablage 510.
— Proterandrie 374.
— männliche Spürantennen 364.
Terebra 201.
Terebrantia (Hymenopteren) 519.
Teredo 71, 573.
Termes 654, 714.
Termiten, Abwerfen der Flügel bei den Geschlechtstieren 683.
— Begattung 121, 200.
— Neotenie der Ersatzgeschlechtstiere 714.
— Penis 200.
Termitenweibchen, deren Umformung durch exzessive Ovarialtätigkeit 653f.
Termitomyia 611.
Termitoxenia 51, 70, 90, 104, 611.
Testikondie von Säugetiermännchen 469.
Testudo 235, 236, 343.
Tetraceros 498, 730.
Tetragene Muscheln 571.
Tetramorium 689.
Tetrao 430.
Tetraonidae, Fehlen der Sporen bei den Männchen 487.
Tetrastemma 46.
Thalamita 690.
Thecidium 559.
Thecla 408, 725.
Thecophora 417.
Thelycum weiblicher Penaeiden 162.
Thelyphonidae, Körperanhänge der Männchen 784.
Theraphosidae, Lautorgane 415.
Theridium 141.
Thoracostoma 177.
Thrips 688.
Thripsidae, Ovipositor u. Eiablage 506.
Thylacinus 562, 592.
Thynnidae, Flügelausstattung der Männchen 359.
Thyone 637.
Thyonepsolus 624.
Thyridia 738.
Thysanopodidae, Brutpflege 533.
Thysanoptera, Männchenausfall 679.
— Polymorphismus d. Weibchen 688.
Thysanura, Legeapparat u. Eiablage 506.
— Penis 199.
Tilapia 569f.
Tinamus 229, 233.
Tipula 504.
Titillator 181f.
— bei Acridiiden 200.
Tjalfiella 567.
Tonga-Insulanerinnen, ihre Fettleibigkeit 778.
Torpedo 608, 621.
Tortricidae, männlicher Kopulationsapparat 304.
Trachealsack von Dromaeus 432.
Trachealschlingen männlicher Vögel 430f.
Trachydermon 47, 535.
Trachinidae, Maulbrutpflege 569.
Trachydosaurus 611.
Trächtigkeitsdauer der Säugetiere 631.
Trächtigkeitsfleck weiblicher Cyprinodontiden 772.
Tränengruben der Hirsche und Antilopen 392.
Tragelaphus 242, 243, 499, 730.
Tragopan 448, 457.
Traguloidea, Hauerzähne der Männchen 488.
— Penis 242.
Tragulus 488.
Trematoden, wechselseitige Begattung 97.
weibliche Begattungswege 287.
sekundärer Gonochorismus 60ff.
Hermaphroditismus 59.
— Penis 185.

Trematoden, Selbstbefruchtung 102.
— Selbstbegattung 101.
Trematomus 569.
Tremoctopus 154, 155, 661.
Triaulie bei Schnecken 283f.
Trichechus 352, 733.
Trichina 177, 178, 185, 606.
Trichiosoma 318.
Trichobatrachus 349.
Trichocera 455.
Trichodactylus 285.
Trichodectes 321.
Trichomastix 2.
Trichopteren, Begattung 225.
— männliche Greifzangen 599.
— Penis 297.
Trichosphaerium 7.
Trichosurus 290.
Trichothrips 220f.
Tridacna 48.
Trigona 521, 526.
Trionyx 234f., 746.
Triton (Prosobranchier) 77.
— (Salamander) 126, 336, 358, 399, 438, 711, 737, 774.
Trochilidae, Geschlechtsfarben 444.
— Schaustellungen der Männchen 457.
— Übertragung männlichen Schmucks auf Weibchen 736.
Trochus 111.
Trombidium 55.
Trommel am Syrinx der Vögel 428.
Trommelnde Fische 426.
Trommeln der Spechte 434.
Tropheus 569.
Trophonemata der Uterusschleimhaut der Haie 621.
Tropidonotus 229, 610, 720.
Trygon 608, 621.
Tryphoninae, Brutpflege 534.
— Ovipositor 513, 521.
Tubificidae, Entleerung d. Geschlechtszellen 108.
Tubularia 46.
Tukano-Mädchen, Brustbildung 591.
Tunicata, Brutpflege 608.
Entleerung d. Geschlechtszellen 110, 111.
Hermaphroditismus 59.
Plazentabildungen 632ff.
Tupaja 472.
Turbanaugen männlicher Ephemeriden 370.
Turbellaria, Begattung 291.
wechselseitige Begattung 97.
sekundärer Gonochorismus 60.
Hermaphroditismus 59.
Penis 185, 194, 341.
Selbstbefruchtung 102, 104.
Turbellaria, Selbstbegattung 100.
Turdus 429.
Turnix 529, 723.
Turtonia 48.
Tympanuchus 432.
Tympanum des Stridulationsorgans der Locustiden 421.
Typhlomolge 713.
Typhobia 606.
Tyroglyphidae, selbständige weibliche Begattungswege 284.
Tyrrhena 47.

Uli-Statuen von Neu-Mecklenburg 742f.
Uncus der Lepidopteren 301.
Ungulata, Euterbildungen 593.
— Uterusform 614.
Unio 112, 572.
Unionidae, Brutpflege 601.
„Unpaares Organ" der Conopiden 282.
Upupa 387, 736.
Urethralfortsatz 242ff.
— des Penis der Wiederkäuer 265.
Uroceridae, Ovipositor u. Eiablage 510.
Urodelen, Begattung 116, 125f.
Urogenitalsinus der Beuteltiere 265, 289.
Urothoe 368, 443.
Ursiden, Begattung 257.
Urticina 558.
Uterinmilch 621.
Uterinstäbchen 621.
Uterus und Brunstzeit bei Säugetieren 354ff.
— masculinus männl. Säuger 756.
Uterusformen der Säugetiere 613f.

Vagina der Apiden 264.
— der Beuteltiere 265.
— bei Dipteren 267.
— bei Käfern 266ff.
— der Katzen 265.
— des Rindes 264.
der Säugetiere 273f.
— des Schweines 265.
masculina männlicher Säuger 756.
Vaginalpfropf b. Fledermäusen 280.
der Nagetiere 275.
Vaginalsinus der Beuteltiere 290.
Vaginalverschluß bei Nagetieren 274.
Valeriana, Dimorphismus der Blüten 40.
Valvata 48.
Valven der Hymenopteren 299.
— der Lepidopteren 299f.
Vanessa 372, 417, 459.
Vaucheria 19, 25.
„Venus" von Brassempouy 779.
Venus obversa des LEONARDO 259f.
Vermetus 112, 530.
Vermipsylla 653.
Vertebrata, Geschlechtswege 757ff.
— Zwittertum 55ff., 753ff.
Vertillum 33.
Verwandtschaftsehen 373ff.
Vesicula prostatica männlicher Säuger 755.
Vespa 270, 364, 519ff., 688f.
Vespertilio 255, 280.
Vesperugo 246, 280.
Vespidae, Giftstachel 519ff.
— männliche Spürantennen 364.
Vestibulum vaginae 273f.
Vidua 439.
Vierhörnigkeit bei Schafrassen 498.
Violdrüse des Fuchses 389.
Vipera 228, 229, 610, 720.
Viverra 339, 388.
Viverridae, Begattung 258.
— Eichel 339.
— Penisknochen 248.
— Zibetdrüsen 388.
Viviparität 610ff.
Vola 48.
Vollplazenta 629.
Volvocineen 15ff.
Volvox 16, 23, 24.
Vorhaut 252ff.
Vormilch der Säugetiere 599.
Vortex 102, 342.
Vorticelliden 12.
Vulva weiblicher Säugetiere 272ff., 481.

Wachssekrete der Blattläuse 524.
— bei sozialen Bienen 525f.
Waffen, sexuelle, bei Insekten 485.
— — bei Krebstieren 485.
— — im Gebiß der Säugetiermännchen 485f., 488f.
— — der Männchen d. Wiederkäuer 488ff.
— — und Polygamie 487.
Wajao Ostafrikas, sexuelle Berührungsreize 381.
— sexuelle Sitten der Weiber 482.
Wala 452, 454.
Wale, Begattung 259.
— Penis, 244ff., 257.
WALLACE, seine Theorie vom Kräfteüberschuß d. Männchen 776.

Walratbehälter männlicher Wale 659.
Wassersalamander, Begattung 125f., 170.
sexuelle Duftstoffe d. Männchen 393.
Geschlechtsabzeichen der Männchen 438.
Liebesspiel 399.
Spermatophoren 125.
Übertragung männl. Duftorgane auf Weibchen 737.
Wedlia 61, 71, 88.
Werbung der Singvögelmännchen 783.
Werbungsvorgänge bei Eidechsen 457.
bei Knochenfischen 456f.
bei Krebstieren 452.
bei Schmetterlingen 454.
— bei Spinnen 452ff.
— bei Vögeln 457.
Widderhornartige Organe des männlichen Chelifer 381.
Wiederkäuer, Begattung 257.
Begattungsorgane 256.
— Hymen 274.
— Penis 255.
— Urethralfortsatz des Penis 265.
Wirbeltiere, Hermaphroditismus 55ff., 753ff.
Wolffscher Gang der Wirbeltiere 758f.
Wollustgefühle 336ff.
— negative, der Mantiden 337.
Wollustgefühl und Schmerzgefühl 347.
Wollustorgane 347ff.
Wollustorgane der Clitoris 348.
Wollustorgane der Eichel 348.
— männlicher Frösche 350.
— bei Krokodilen 348.

Xenodorus 418.
Xenogamie 4.
Xenopus 118, 330, 336.
Xenos 722.
Xiphidium 180.
Xiphophorus 166, 382, 772.
Xiphosuren, Begattung 113.
Xylotrupes 446.
Xysticus 142.

Yuruna, Penisstulpe 477.

Zaitha 537.
Zamenis 720.
Zibetdrüsen der Zibet- und Ginsterkatzen 388.
Ziegen, Penis 242, 243.
Zitzen der Säugetiere, anormale Lagerung 598.
— — — ihre ontogenetische Differenzierung 592.
— — — ihre Zahl u. Anordnung 592ff.
Zitzenbildung des menschlichen Weibes 590.
— der Säugetiere 589ff.
Zitzenlage und Lebensform 594.
Zitzentasche der Säugetiere 589ff.
Zitzenzahl und Jungenzahl 593f.
Zoantheen, Geschlechtsverteilung 44.
Zoarces 169, 619, 622.
Zonites 345.
Zooecien der Bryozoen 35.
Zottenhaut der Säugetiere 628.
Zweihäusigkeit 30.
Zwergmännchen 660ff.
— von Argonauta 662.
von Bonellia 675ff.
der Bopyrinen 663f.
der Cirripedien 68ff., 666ff.
parasitischer Copepoden 664ff.
von Cryptochirus 661.
der Cryptoniscinen 663f.
von Dinophilus 674.
— von Lacuna (Prosobranchier) 661.
— von Myzostoma 88.
von Oedogonium 21.
der Philonexiden 661.
der Rädertiere 672ff.
der Spinnen 660.
Zwittergonade 74.
— bei Gebia 52.
bei Hinterkiemern 75.
— bei Isopoden 51, 80.
bei Muscheln 48.
bei Perla 53.
bei Pulmonaten 75.
bei Regenwürmern 74.
bei Sabella 47.
bei Strudelwürmern 74.
Zwittertum der Wirbeltiere 55ff., 753ff.
Zygaena 608, 626.
Zygnema 15.
Zygnemaceen 14.
Zygoptera (Libellen) 146ff.
— Ovipositor 509.
Zygospore 14ff.
Zygote 2ff.

Autorenverzeichnis der Literaturanmerkungen

Abel 828, 844.
Abelsdorff 825.
Abraham 835.
Ackermann 789, 791.
Adam 847.
Adler, H. 829, 846.
—, L. und Hitschmann 816.
Adlerz 847, 852.
Agassiz 823, 832, 834.
Alcock 800, 824, 839, 840, 841.
— and Wood-Mason 839, 841.
Aldrich and Turley 824, 854.
Allen, J. A. 805, 827, 840, 850.
—, A. A. and Wright 795.
Allman 786, 787, 836.
Amantea 804, 807, 815.
Andersson 786, 787, 831.
Andrews 795, 797, 807, 818, 823, 833.
Annandale 791, 844.
Apathy 830.
Appellöf 833.
Arcangeli 836.
Arenander 851.
Aretino 805.
Arnbäck-Christie-Linde 815, 819.
Arndt 804, 807.
Arrow 821.
Artom 846.
Assmuth 789, 792.
Atgier 856.
Atkinson 825.
Graf Attems 795.
Augener 832.
Aurivillius 791, 820, 844, 850.

Barié 787.
Babor 791.
Backhoff 796.
von Baer, K. E. 792.
Baer, W. 829.
Baglioni 815.
Bahr 822.
Balfour-Browne 829.
Baltzer 845, 850.
Bancroft 835.
Banks 811, 812, 823, 855.
Barkow 831.
Barrett-Hamilton 846, 855.
Barrois 832.
Barrows usw. 817.
Bartels, M. 827, 848.
— und Ploss 856.
—, P. 822.
Bartlett 833.
de Bary 785, 786.
Bateson 854.
— and Brindley 848.
Baudelot 800, 838.
Bauhof 802, 814.
Baum und Ellenberger 803, 804, 807, 813, 820, 825, 836, 837, 852.
Beard 792, 842.
de Beauchamp 845.
Becher 857.
Becker, 824.
Beddard 797, 811, 822, 828, 837, 850.
von Bedriaga 795, 798, 812, 813, 814.
Bell 794, 837.
Benecke 807, 816.
van Beneden et Julin 807.
Benham 799, 812.
Berge 851.
Bergendal 854.
Bergmann 788, 797.
Berland 796, 818.
Berlese 799, 808, 812, 828, 848.
Bernard, F. 788.
—, H. 789, 846.
Berndt 791, 844.
Bernhard 809, 817, 840.
Berninger 845.
Bernstein 830.
Bertkau 796, 807, 811, 812, 820, 823.
Beyer 830.
Beyerinck 829, 846.
Biedl 848.
von Bischoff 806, 816, 827, 853.
von Bissing 802.
von Bittera 806.
Blaizot 839, 841.
Blakeslee 786.
Blanc 789.
Blanchard 827, 856.
Bledowski 845.
Bles 794, 813, 853.
Blochmann 823, 841.
Blum 798.
Blumenbach 805.
Blunck 800, 807, 811, 812, 816, 819, 828.
Blyth 828.
Boas 792, 801, 802, 804, 849.
Bobretzky 799.
Bock 809.
Böhm 803, 852.
Böhmig 788, 790, 799.
Börner 832.
Bösenberg, 789.
Böttcher 806, 810.
Boettger 835.
Bojanus 802.
Bolau 798.
Boldyrev 798, 807, 819, 821.
Bolivar 799.
Bolk 807, 826, 853.
Bolsius 830, 831.
Bongardt 825.
Bonnet, A. 795.
—, R. 836, 837, 841, 852.
Bonnevie 788.
Bonnier 799, 834, 844, 848.
— et Giard 799, 833, 844, 848, 849.
Bonplandt und von Humboldt 852.
Bordage 832, 838.
Bordas 801.
Boulenger, Ch. L. 789, 835.
—, G. A. 794, 814, 823, 831, 832, 833, 835.
Bourgery et Jacob 803, 807, 852.
Bourne 791.
Bouvier 800, 842.
Bovallius 816.
Braem 788, 792, 842.
Brandes 797, 799, 809, 820, 824.
— und Schoenichen 831, 832, 833, 841.
Brandt, A. 824, 851.
—, J. F. und Ratzeburg 820.
Brass 808, 852.
Braue 836.

Brauer, A. 787, 812, 825, 830, 832, 838, 839.
—, F. 794, 801, 811, 813, 846.
Braun, F. 854.
—, M. 792, 798, 808, 853.
Braus 839.
Brehm, Chr. L. 855.
Brehms Tierleben 794, 799, 802, 805, 812, 813, 818, 819, 822, 823, 824, 826, 830, 831, 832, 834, 836, 839, 846, 849, 850, 852, 855.
Bresslau 834, 836, 837, 852.
— und Steinmann 792.
Brewster 857.
Brindley and Bateson 848.
— and Potts 848.
Brinkmann 792, 819, 841.
Brocchi 797.
Brock 790, 853.
van den Broek, 803, 804, 806, 808, 813, 826, 840, 852.
Broesike 807.
Brooke 828.
Brooks 842.
— and Herrick 832.
Brouha 837.
Browne 788.
Bruchlos 842.
Brucker 839, 843.
Brüel 806, 810.
Brumpt 809, 828.
von Brunn 845.
Brunner von Wattenwyl 798, 800, 829.
Buchholz 812, 834.
Buchner, O. 814.
—, P. 789.
Bucura 840, 855.
Buder 786.
Budgett 794.
Büchner 818, 824.
Bürger 788, 793, 835, 838, 840, 841.
Buffa 801.
Bullar 789.
Bumm 840.
Burckhard 837.
Bureau 823, 824.
Burgess and Scudder 810.
Burmester 816.
Burne 853.
Burr 792.
Buschke 809, 814, 815.
von Buttel-Reepen 811, 830, 847.

Caldwell 841.
Calvet 790, 792, 836.
Camerano 812, 822, 848, 849.
Cameron 811, 817, 827, 829, 846.
Campbell 820.
Canu 816, 834, 844.
Carbonnier 794.
Carlet 830.
Carlgren 793, 834, 835, 836.
Carlsson 834.
Carpenter usw. 817.
Castle 793.
Castle usw. 817.
Caton 817, 851.
Caullery 789, 790, 792, 834, 835.
— et Lavallée 794.
— et Mesnil 791, 792, 842, 846.
Champion and Chapman 839, 840.
Chapman 810.
— and Champion 839, 840.
Chatany 811, 848.
Chatin 819.
von Chauvin 849.
Chevrel 816, 844.
Chevreux 817.
Chidester 797, 818.
Child 821.
Cholodkovsky 839, 847.
Chun 787, 796, 816, 835, 849.
Claparède 816, 835, 842.
Clark, A. H. usw. 817.
Clark, G. 823.
—, H. L. 789, 834, 841, 842.
Claus 788, 809, 816, 833, 838, 839, 843, 844, 845, 846.
Claus-Grobben 790.
Clerc 791, 809.
Clubb 834.
Coe 788, 791, 793, 839, 840, 842.
— and Kunkel 840, 853.
Cognetti de Martiis 791, 812.
Cohn, F. 786, 831, 844.
—, L. 808, 833, 838.
Cole, F. J. 809.
—, L. J. 794, 832.
Collin de Plancy 802.
Conn 823.
Conte 839, 843.
Cooke 789.
Cope 801, 814.
Cornelius 817.
Cornevin 817.
Coste 797.
Courtis 822.
Coutière 811, 832, 848.
Cowles 832.
Crampe 818, 826.
Crampton 850.
Cuénot 789, 791.
Cummings 820.
Cunningham 785, 857.
Curtis and Lefevre 788, 793, 835, 837.
Czerman 841.

von Daday 847.
Daday de Dées 809, 812.
Dahl 796, 806, 811, 812, 823, 832, 848.
Dall 806.
von Dalla Torre 820, 847.
Danielssen 787.
Darwin 781, 785, 787, 790, 823, 844, 854.
Daudt 804.
Dauen 851.
Davenport 842.
Dean 797, 798, 812, 831.
— and Sumner 798.
Deegener 820.
— und Schaposchnikow 820.
Delage 791, 803, 849.
— et Hérouard 787, 791, 838, 842.
— et Lacaze-Duthiers 791.
Demandt 800, 828.
Demoll 817, 847.
Dendy 788, 793.
Deninger 827.
Denny and Miall 816, 829, 838.
Desneux 843.
Dewar and Finn 854, 855, 856.
Dewitz, H. 820, 829, 836.
—, J. 855.
Diesing 798.
Dietrich 817, 851.
Ditlevsen 799, 828.
Disselhorst 803, 804, 813, 819, 826.
Distaso 785.
Dixey 820, 851.
Dobell 785.
Dobson 820, 850, 851, 852.
Döderlein 833, 838.
Dönitz 796, 821.
Doflein 785, 786, 831, 839.
— und Hesse 785, 795, 829, 830, 842.
Dohrn 831, 832.
Dorner 790.
Douglas 857.
Downing 787.
Drago 793.
Drenkelfort 800, 809, 811, 817, 824, 846.
Drew 788, 796, 797, 817, 832, 855.
Dreyling 830.
Driesch 845.
de Drouin de Bouville 797.
Dubosq 812.
— et Léger 780.
Dubreuil et Regaud 816.
Ducceschi 837.
Dück 815.
Dürigen 812, 816, 820, 822, 823.
Dürst 828.
Dufossé 789, 790.
Dufour 806, 838.
Duméril 849.
Duncker 833, 850.
Duval 805, 807.
Duvernoy 803, 840.
Dybowski 840.
Dyster 831.

Eaton 800, 809, 811, 817, 824.
Ecker und Wiedersheim 812, 821, 823.
Eckert 837.
Eckhard 802.
Eckstein 804.
Edelstein 828.
Edwards, Ch. L. 793.
—, H. 821.
von Eggeling 812, 819.
Ehlers 811, 816, 823, 838, 843, 855.
Eigenmann 798, 835, 840, 841.
Eimer 823, 850, 855, 857.
— und Fickert 855.
Eisig 788, 793, 794, 811, 831.
Ellenberger und Baum 803, 804, 807, 813, 820, 825, 836, 837, 852.
Ellis 815, 818, 819.
Elsler 835.
Eltringham 847, 850.
Elwes 807.
Embody 794, 811.
Emerson 849.
Emery 825, 847, 852.
von Engelhardt 796, 808, 819.
Enslin 817, 829, 846.
Erdmann 787.
von Erlanger 800, 838.
Escherich 806, 817, 829, 843, 847, 849.
de la Espada 835.
Etzold 826.
Evermann and Goldsborough 835.
Eversmann 851.
Eydoux et Souleyet 800.

Fabre 795, 829.
Fage 793.
Falta 848.
Fambach 828, 851.
Fanzago 794.
Felix 789.
Feytaud 846, 849.
Fickert und Eimer 855.
Filhol 853.
Finn 822.
and Dewar 854, 855, 856.
Fiori 822, 851.
Fischer, K. 799.
, P. 792.
Fleischmann 803, 804.
Fletcher 808.
and Lister 808.
Floericke 825.
Foerster 830.
Fol 790, 793.
Foot 795.
and Strobell 795.
Forbergh's 805.
Forbes, H. O. 823.
, W. A. 803, 822.
Forel 847, 851, 854.
Forsyth Major 828, 851.
Fraipont 788, 793, 828.
Fraisse 795.
Frankl 826.
Freiling 819, 820, 851.
Freund 826.
Friedenthal 803, 804, 805, 807, 814, 819, 820, 824, 827, 856.
Friederici 827.
Friedländer 793, 822.
Friedmann 790.
Friedrich 797, 833, 838.
Friese 807, 811, 813, 816, 817, 836, 850.
von Frisch 825.
Frischholz 787.
Fritsch 790.
Fritze 824, 846.
Frobenius 805, 826, 827.
Fuchs 827.
Fugger 853.
Fuhrmann 790, 808, 814.
Fülleborn 818.
Fürtwängler 799, 804.

Gadeau de Kerville 800, 801, 817.
Gadow 799, 801, 802, 815, 819, 822, 827, 828, 831, 836, 849, 851, 853.
Gage 798.
Gahan 821.
Galloway and Welch 825.
Ganin 843.
Gardiner 788.
Garman 797, 840, 841.
Garnier 789.
Garrod 803, 822.
Gaupp 812, 821, 822, 823.
Geddes and Thomson 855, 856.
Gegenbaur 798, 813, 815, 825, 836, 840, 853.
Geipel 825.
Gemmill 788, 793, 840.
Geoffroy 792.
Gerhardt 796, 798, 799, 801, 802, 803, 804, 805, 806, 807, 809, 813, 814, 818, 821.
Germer 817, 851.
Gerould 793.
Gerstaecker und Ortmann 799, 816, 832, 833, 854.
Geyer 855.
Ghigi 857.
Giacomini 840.
Giard 836, 839, 848, 849.
et Bonnier 799, 833, 844, 848, 849.
Giesbrecht 795, 799, 811, 812, 816, 823, 832, 834, 844.
Gilbert 804, 814.
Gill 830.
Gillen and Spencer 826.
Gilson 834, 844.
Glaser 841.
Glückselig 802, 824.
Godlewski 785.
Goebel 786, 787.
Goeldi 801, 824, 843, 847.
Görich 787.
Goette 787.
Goldsborough and Evermann 835.
Goodrich 799, 842.
Goroschankin 785.
Gosse 810.
— and Hudson 845.
de Graaf 789, 799, 830.
Graber 821.
von Graff 791, 792, 806, 814.
Grassi 800, 829, 846.
— e Sandias 810, 843, 849.
Gravier 831.
Gray 844.
Greeff 839, 842, 845.
Gregory 788.
Griffin 797.
Grimpe 811, 853.
Grinnell 823.
Grobben 789, 797, 799, 813, 854.
Groos 824, 855, 856.
Gross 825.
Grosser 808, 816, 841, 842.
Grosz und Tandler 815.
Grote, Vogt und Hofer 813.
Grube 811, 833.
Gruber, A. 808, 831.
—, C. 807, 809, 814.
—, E. 786.
Gruvel 790, 791, 792, 799, 844.
von Guaita 818.
— und Petrunkewitsch 821, 851.
Gudden 799, 808.
Gudger 794, 833, 835.
Günther, A. 832.
Guenther, K. 854, 856.
Guiart 800.
Guieysse 855.
Guitel 794, 813, 823, 830, 833, 855.
Gulick 856.
Gutherz 793.

Haacke 834, 840.
Haase 800, 820, 821, 829, 847, 850, 851.
Haddon and Shackleton 787.
Hadži 845.
Haeckel 787, 788.
Häcker 822, 824, 851, 856.
und Meyer 823.
Hagemann 801, 821.
Hagen 814.
Hahn, E. 825.
—, W. L. 805, 808, 852.
Haller 791.
Hallez 842.
Hamann 793.

Hamann und Ludwig 793.
Hamburger 809, 845.
Hammond and Miall 821, 824.
Hampson 821.
Hancock 800, 818.
Handlirsch 821, 824, 856.
Hansemann 837.
Hansen 834, 838.
— and Sörensen 795, 800, 814.
Hargitt 793.
Harmer 787, 809.
Harms 812.
Harnisch 800. 801, 806.
Harris 848.
Hart 826, 854.
Hartert 851.
Hartlaub 788, 834.
Hartmann, M. 785.
—, R. 827, 856.
Hartmeyer 790, 835, 836.
Hartwig 815.
Hase 801, 808.
Hasebe 856.
Hasse 836.
van Hasselt 795, 796.
Haswell 788, 797, 809.
Hatai 850.
Hatschek 835.
Hauser 817, 844.
Hausmann 804, 807, 813.
Hay 830.
Heape 805, 815, 816.
Heath 788, 793, 800, 814, 832, 849.
Hecht 792, 800.
Heck 826, 827, 834.
Heckel und Kner 794, 813.
Heidenhain 820.
Heider 811, 843.
— und Korschelt 785, 846.
Heincke 850.
Heinen 788.
Heitzmann 803.
Hempelmann 788, 791, 793, 799, 831, 849.
Henderson 844.
Henking 799, 830.
Henneberg 837.
Henneke 831.
Hennig 837, 852.
Hénocque 809.
Hepburn and Waterston 804.
Herdmann 835.
Hering 795.
Hérouard et Delage 787, 791, 838, 842.
Herrick 797.
— and Brooks 832.
Herrmann 789.
Hertwig, R. 787 ,790.
—, O. und R. 787.
van Herwerden 815.
Hescheler 808, 844.
Hess 825.
Hesse, E. 799.
Hesse, R. 795.
—, R. und Doflein 785, 795, 829, 830, 842.
von Hessling 819.
Hewitt 808, 828.
Heymons 789, 795, 812, 816, 823, 828, 829, 830, 839, 840.
— und Samter 846.
Hickson 786, 787.
Hieronymus 786.
Hill 808, 837, 841.
Hilton 820.
Hilzheimer 824.
Hincks 787.
Hirt 820, 851.
Hirth 827.
Hirzel 841.
Hitschmann und Adler 816.
Hoek 790, 791, 794, 832, 844.
Hoernes 856.
Hofer, Grote und Vogt 813.
Hoffer 810, 854.
Hofmann 810.
Holdhaus 800.
Holding 828.
Holiday 847.
Holland 804.
Holmes 812, 818.
Holmgren 800, 838, 840, 849.
Holt 794, 824.
Holz 850.
Hornberger 796, 811.
Hornell and Southwell 833.
Houel 805.
Hovorka 827.
Howard 813.
— and Riley 813, 848.
Howes 790, 835, 854.
Hoyle 796, 797.
Huber 798, 815.
Hudson 831, 857.
— and Gosse 845.
Huet 838.
Hug 837.
Hulanicka 815.
von Humboldt und Bonplandt 852.
Huot 833, 838.
Hyde 817.
Hyrtl 852.

Ikeda 831, 845.
Illig 820.
Ingenitzky 796.
Ishikawa 789.
de l'Isle 794.
Issel 811, 833.
Iwai 837, 852.
Iwanoff 805.
Izuka 793, 822.

Jackson, C. M. 804.
—, R. T. 788.
Jacob et Bourgery 803, 807, 852.
Jacobi 850.
Jacobson 847.
Jacobus X. 806.
Jaeger 854.
Jägerskiöld 798.
Jaekel 802, 852.
Järvi 796, 808.
Janet 786, 830, 846.
Japha 807.
Jatta 796, 797, 811, 844.
Jeffries 827.
Jegen 790.
von Jhering 797, 814, 830, 835 840.
Jickeli 794.
Joest 826, 827.
Johansson 830.
Johnson 788.
Johnston 821.
Joliceur et Topsent 846.
Joliet 845.
Jolly and Marshall 815.
Jonescu 855.
Jonstonus 852.
Jordan, E. O. 795.
—, K. 806, 810, 829, 846.
—, K. and Rothschild 810.
—, D. St., Tanaka and Snyder 846.
Joseph 844, 847.
Joubin 797.
Judeich und Nitsche 843.
Julin 842.
— et van Beneden 807.
Jungersen 798, 833, 853.
Jurine 834.

Kahle 843.
Kaiser 807, 810.
Kalyanamalla 805.
Kammerer 794, 814, 816, 823, 825, 832, 839, 840, 841, 849, 855.
Karpinski 795, 796.
Karsch 817.
Karsten 843.
Katz 825, 834.
Kaudern 803, 804, 813, 814, 826.
Kazzander 803, 813.
Keeler 857.
Keibel 803, 816.
Keilin 824.
Keller 816.
Kellogg 788, 851, 855.
Kennel 810, 842.
Kerbert 830.
Kerr 797.
Kerschner 834, 856.
Kew 795, 818.
Kieffer 846.
King 790.
Kingsley 794, 811.
Kirby 850.
Kirkham 816.
Klaatsch 807, 825, 826, 836, 853.

Klapálek 799, 809, 816.
Klein, G. 807, 820.
—, L. 786.
Kleinenberg 788.
von Klinckowström 833, 838.
Klinkhardt 810.
Klotz, E. 805, 807.
—, I. 792.
Kluge 801, 806.
Knappe 790.
Knatz 844.
Kner und Heckel 794, 813.
Kobelt 814, 815.
von Koch, G. 787, 822, 834.
Koch, W. 787.
Koch-Grünberg 836.
Köhler, F. 820, 851.
Koehler, K. 832.
Köhler, R. 841.
Koenike 795, 810.
Kohlbrugge 817.
Kohlway 855.
Kohn 798, 845.
Kolenati 801, 816, 851.
Kolisko 818.
Kollmann 797, 840, 849.
Kolster 833, 838, 840, 841.
Korotneff 786, 840, 846.
Korschelt 788, 815, 830, 845.
— und Heider 785, 846.
Kossmann 792.
Kowalevsky 809, 831.
— et Marion 831, 834.
Kraatz 806.
Kraepelin 829, 830, 856.
Krätzschmar 809, 845, 847.
von Krafft-Ebing 815, 817.
Krassilstschick 840.
Krasucki 813.
Kraus 820.
Krause 826.
Krauss 821, 851.
Krefft 839.
Krüger 817.
Krumbach 821.
Kubany 827.
Kühn 786, 787, 836.
Kükenthal 803, 804, 813, 815.
Künckel d'Herculais 800, 828.
Künkel 792, 799, 818.
Kulischer 815.
Kunkel and Coe 840, 853.
Kurz 843, 844.
Kuschakewitsch 790.
Kussmaul 848.
Kuttner 834, 847, 849.
Kwietniewski 848.

Lubicque 850.
Labillardière 826.
Lacaze-Duthiers 787, 791, 792, 793, 808, 822, 829, 831, 834, 835.
— et Delage 791.
Lafont 794, 796.
de Lafresnaye 797.
Lameere 854, 856.
Lams 799, 818.
Landois 801, 810, 821.
Lane 840.
Lang 785, 808, 809, 814, 844.
Lange 845, 847.
Langen 850.
Langer, C. 853.
—, W. F. 797, 818, 824, 855.
Lass 801.
Lataste 807.
Latham 822.
Latzel 795.
Laubmann 799.
Laurent 787.
von La Valette St. George 789.
Lavallée et Caullery 794.
Lebedinsky 857.
Lécaillon 832.
Leche 819, 820, 825, 834, 836, 837.
van Leeuwen 795.
Lefevre and Curtis 788, 793, 835, 837.
Legendre 792.
Léger et Duboscq 785.
Legros 853.
Lehmann-Nitsche 814.
Lehrs 823, 851.
Leichmann 789, 797, 833, 834.
Leichtenstern 837.
Leisering 803.
von Lendenfeld 786, 788, 834.
Lenz 848.
Leonardo da Vinci 805.
Le Roi 791, 849.
Lesne 851.
Lespès 798.
Leuckart 790, 796, 798, 843, 844, 853.
Leudesdorf 848.
Levander 812.
Levy 797, 811.
Lindig 801, 802, 811, 812, 813, 814, 816, 823, 833, 834, 840, 841, 844, 852, 855.
Liebe 802, 814, 815.
Lieberkühn 843.
Lie-Pettersen 795, 812.
Lillie 805.
Lilljeborg 811, 816, 834.
von Linstow 790, 792, 811, 843.
List 832.
Lister and Fletcher 808.
Lockwood 794, 811.
Lönnberg 803, 828, 853, 854.
Loisel 837.
Loman 789, 794, 798, 830, 832, 846.
Longley 816.
Looss 790, 792, 808, 813.
Lotsy 786.
Lovén 831, 834.
Lowne 810, 839.
zur Loye 793, 832.
Lucretius 805.
Ludwig 789, 793, 794, 823, 831, 832, 833, 835, 836, 838, 841, 842.
— und Hamann 793.
Lühe 807.
Lüneburg 819.
Lütken og Steenstrup 843, 844.
Luther 809.
Lydekker 827, 851.
Lyman 835.

Mac Bride and Simpson 834.
Mac Leod 789.
Mäder 803, 813, 815.
de Magalhaes 798.
Maidl 791.
Malaquin 788, 850.
Mangold 825.
Mara 798.
Marchal 810, 829, 846, 847.
Marchand 796.
Marcuse 815.
Marion et Kowalevsky 831, 834.
Marshall 803, 806, 815, 816, 854.
— and Jolly 815.
Martin, C. H. 848.
—, P. 804.
—, A. and Torrey 787.
—, C. J. and Tidswell 814.
Masterman 830.
Matscheck 831.
Mayer, A. G. 788, 793, 820, 822, 823, 825.
— and Soule 825, 854.
—, P. 789, 811, 821, 833, 844.
Maynard 822.
Mast usw. 817.
Maupas 786, 790, 791, 809, 817, 843, 845.
Mc Clendon and Wheeler 848.
Mc Murrich 787.
Meckel 814.
Meerwarth und Soffel 818.
Mégnin et Trouessart 812.
von Mehely 806.
Mehrdorf 839, 841.
de Meijere 846, 847.
Meinert 800, 842.
Meisenheimer 791, 792, 799, 812, 814, 815, 818, 842, 851.
Meissner 799.
Meixner 810.
Melander 810, 848.
Menge, A. 796, 799, 831.
—, K. 853.
Mensch 816, 842.
Merensky 827.

Mesnil et Caullery 791, 792, 842, 846.
Metcalf 793.
Meurer 837.
Meursius 805.
Meyer, A. B. 822, 827, 855.
—, E. 788.
—, W. Th. 797, 811.
—, G. und Häcker 823.
—, H. A. und Möbius 792.
Meynen 802.
Meyns 790.
Miall 821.
— and Denny 816, 829, 838.
— and Hammond 821, 824.
Michael, A. D. 795, 808, 813.
—, R. 831.
Michaelis 801.
Michaelsen 790, 835.
Michel 842.
Mik 824.
von Miklucho-Maclay 805, 806, 814, 826, 827, 836.
Miller, G. S. 807.
—, N. 794, 822.
Milne Edwards 827.
Minchin 838.
M'Intosh 854.
Mivart 819.
Miyake 786, 810.
Mjöberg 801, 812.
Möbius 830, 855, 856.
— und Meyer 792.
Moenkhaus 817.
Moll 813, 815, 817.
Mollison 819.
Moltschanov 831, 837.
Montgomery 788, 790, 796, 818, 824, 831, 832, 838, 845, 850, 851, 857.
Monticelli 792, 842.
Moodie 812.
Moore 838.
Moquin-Tandon 831.
Mordwilko 847, 848.
Morgan, C. L. 854, 855, 856.
—, Th. H. 793, 855, 856.
Mortensen 835.
—, H. Chr. C. 802, 812.
—, Th. 832, 834.
Motz-Kossowska 786, 788.
Mrázek 791, 799, 843, 846.
Muir 843.
— and Sharp 800.
Müller 853.
—, F. 820.
—, G. W. 812, 834, 846.
—, H. 788, 796, 811, 816, 827, 834, 852.
—, Joh. 801, 802, 821, 841, 852.
—, R. 802.
—, W. 820.
—, W. H. 811, 817.
Murie 804, 822.
Muther 856.
Nachtsheim 809, 845.
Nagel 817.
Nalepa 808, 812.
Nansen 789, 791.
Nasse 799.
Nassonow 842.
Naumann 822, 823, 824.
Nebeski 789.
Neeracher 848.
Neergard 836.
Nelson 845.
Němec 838.
Neugebauer 837.
Neuhäuser 826.
Neuhauss 826, 836, 852, 856.
Neumann, G. 791, 838, 849.
—, Th. 801, 802, 814, 819.
Neurath 848.
Newman 794, 813, 850, 855.
Newport 825.
Newstead 816, 843.
Nickerson 789, 791, 838.
Nieden 817, 844.
Nigmann 847.
Nitsche 809, 827, 828, 851.
— und Judeich 843.
Noll 794, 823, 829.
Nopcsa 804.
Nordenskiöld 811.
von Nordmann 843, 844.
Nourry 792.
Nüsslin 830, 846.
Nussbaum 790.

Oberthür 849.
Obmann 848.
Odhner 790, 808, 813.
Östergren 836.
Oettinger 820.
Ogilvie-Grant 827, 851.
Ognew 790.
Ohler 855.
Olshausen 852.
Olt 794, 829, 855.
Oltmanns 786.
Ormancey 806.
Ornstein 852.
Ortmann und Gerstaecker 799, 816, 832, 833, 854.
Orton 788, 792.
Osten Sacken 839.
Osterloh 796.
Ostwald 855.
Otto 814, 819.
Oudemans 800, 829.
Owen 797, 808, 809, 826.
Oxner 788.

Pace 854.
Packard 794, 811, 812, 833, 838.
Paehler 800.
Pagenstecher, A. 835.
—, H. A. 843.
Pampel 829, 830, 832.
Panormita 805.
Pantel et de Sinéty 845.
Paribeni 856.
Paris 819.
Parker, G. H. 819.
—, T. J. 839.
Parkinson 826, 856.
Passarge 826.
Pavesi 822, 851.
Pearse 818, 824, 827, 856.
Peckham 812, 823, 824, 850, 854, 855.
Pellegrin 835, 844.
Pelseneer 788, 791, 808, 817, 835, 838, 839, 844.
Peracca 802, 813, 817.
Pérez 792, 801, 806, 817.
Perrier 841.
Peter 821.
Peters 839.
Petersen, M. 833, 838.
—, W. 806, 808, 817, 818, 819, 851, 854.
Petri 798.
Petrunkewitsch 796, 818, 855.
— und von Guaita 821, 851.
Pfaundler 837, 852.
Pfeffer 833, 847.
Pfitzner 850.
Pflüger 790.
Philippi, E. 797, 840.
—, R. A. 841.
Phisalix 812, 815.
Piaget 801.
Pickard-Cambridge 821.
Pictet 809, 816, 824.
Piepers 847.
Pierantoni 788, 791, 793, 825, 832.
Pierce 806, 843, 850.
Piersig 795, 810.
Pietschker 855.
Piette 856.
Pintner 792, 808.
Pizon 787.
Plate 793, 809, 814, 815, 831, 832, 840, 842, 845, 850, 854, 855, 856.
du Plessis 788, 840.
Ploss 805.
— und Bartels 856.
Pocock 819, 821, 856.
Pöch 806.
Pohl 804, 806, 852.
Poljanec 801, 810.
Policard et Regaud 850.
Pomayer 802.
Porta 810.
Portchinski 839.
Potts 790, 793, 817, 845.
— and Brindley 848.
Poujade 801.
Poulton 800, 806, 821, 847, 850, 851, 855.
de Pousargues 803, 804, 813.

Poyarkoff 835.
Pratt 792, 838.
Prehn 821.
Prell 821.
Primrose 853.
Prince 830.
Pringsheim 786.
Prochnow 821.
Profé 836.
Prouho 789, 792, 793, 831, 836, 838, 842.
Prowazek 785.
Przibram 800, 813.
Punnett 788, 847, 855.
Purkyne 799.

Racovitza 796, 797, 811, 817, 830.
Railliet 801.
vom Rath 795.
Rathbun 824.
Rathke 802, 852, 853.
Ratzeburg und Brandt 820.
Rauther 798, 799, 800, 803, 814.
Ray Lankester 828, 845.
Rebel 851.
Reche 826.
Redeke 839.
Reeker 801.
Reese 839.
Reeves 794, 823, 824, 856.
Regaud et Dubreuil 816.
— et Policard 850.
Regen 821.
Reibmayr 818.
von Reichenau 820, 848, 856.
Reichensperger 793, 832.
Reighard 794, 813, 825.
Rein 836.
Reinach 856.
Reisinger 819.
Reitter 844.
Reitz 794.
Retterer 803, 804.
Retzius 789.
Reutsch 813.
Reuter, E. 839, 843, 844, 849.
—, O. M. 812.
Révoil 856.
Rhumbler 828.
Ribaga 808, 846.
Richters 831.
Ridewood 787.
Rietsch 793, 845.
Riha 803.
Riley 825, 838.
and Howard 813, 848.
Ris 810, 816, 848.
Ritsema 847.
Ritter 839.
Ritzema Bos 818.
Robert 793.
Robertson 787, 790.
Robin 807, 814, 815, 826, 840, 853.
Röder 804, 813, 815.
Roepke 810.
Rörig 828.
Rösel von Rosenhof 794, 822.
Roesike 826.
Rössler 789, 799, 800, 830.
Rogenhofer 807.
Rohleder 805, 818.
Rolfe 787.
Rollinat 839.
— et Trouessart 805, 808.
Romanes 806, 857.
Rothert 845.
Rothschild and Jordan 810.
Roubaud 838, 839.
Rousselet 845.
Rüdinger 850.
Ruge 834.
Ruppin 818.
Rusconi 820.
Russo 789, 835, 837.
Ryder 840.
Rywosch 790.

Sabussow 814.
Sachse 847.
Saint-Hilaire 842.
de Saint-Joseph 788, 822.
Sajó 844, 848.
Salensky 831, 842, 845.
Samson 795, 832.
Samter und Heymons 846.
— und Weltner 833, 848.
Sandias e Grassi 810, 843, 849.
Sarasin, P. 824.
—, P. und F. 830.
Sars, G. O. 797, 816, 831, 832, 833, 848.
—, M. 830, 832.
de Saussure 813, 844.
— et Zehnter 821.
Schacht 802.
Schaefer 812, 852.
Schaposchnikow und Deegener 820.
von Schaub 844.
Schaudinn 785.
Schaufler 800.
Schenk 817.
Schereschewsky 835, 837.
Schick 819.
Schickele 836.
Schidlof 856.
Schiefferdecker 819.
Schildt 854.
Schiller Tietz 818.
Schillinger 797.
Schimkewitsch 843, 845, 849.
Schimmer 845.
Schiödte 840.
Schively 832.
Schlaginhaufen 826.
Schlegel 798.
Schlip 847.
Schmaltz 803, 804, 806, 807, 815, 820, 852, 853.
Schmeil 795, 812, 831.
Schmidt, E. 796, 811, 832.
— E. O. 842.
—, H. 837.
—, W. J. 802, 812.
Schmidtgen 802, 852.
Schmidtlein 830.
Schmiedeknecht 811, 829.
Schmitt 836.
Schmitt-Marcel 790.
Schnee 805.
Schneider, A. 798, 799.
—, G. 854.
—, K. C. 857.
Schöbl 797, 833.
Schoenemund 789.
Schoenichen und Brandes 831, 832, 833, 841.
Schramm 856.
von Schreibers 841.
Schroeder van der Kolk et Vrolik 852.
Schroot 835.
Schtschelkanowzew 795, 815, 818.
Schulgin 834.
Schultz, A. 827.
—, E. 845.
Schultze 836.
Schultze Jena 826.
Schumacher 819.
Schuster 846.
Schwalbe 841.
Schweinfurth 856.
Sclater, P. L. 827.
—, P. L. and Thomas 851.
—, W. L. 842.
Scudder and Burgess 810.
Seeliger 791, 793, 794, 835, 842.
Seiner 806, 826, 827.
Seitz 801, 817, 819, 825, 850, 854.
Sekera 792, 793, 842.
Selenka 815, 827, 841.
Sell 837, 852.
Selous 854.
de Selys-Longchamps 831.
Semon 814, 834, 836.
Setterwall 822.
Seurat 829, 830.
Shackleton and Haddon 787.
Sharp 829.
— and Muir 800.
Shearer 809.
Shipley 834.
Shufeldt 828, 851.
von Siebold 798, 807, 813, 829, 838, 839, 842, 843, 844, 846, 850.
Siedlecki 794, 821.
Sigerfoos 786, 835.
Silvestri 794.
Simmermacher 811, 847.

Simpson 835.
— and Mac Bride 834.
Simroth 792, 794, 799, 800, 814, 815, 818, 830.
de Sinéty 845.
— et Pantel 845.
Sixta 836.
Skell 794, 833.
Skoda 853.
Slade 805.
Sladen 831, 833.
Slater 832.
Sluiter 845.
Smallwood 811.
Smith, B. G. 794, 795, 830.
—, G. 789, 791, 842, 848, 849, 850, 855.
—, H. M. 821.
Snyder, Jordan and Tanaka 846.
Sobotta 803, 807, 816, 837.
Sörensen and Hansen 795, 800, 814.
Soffel und Meerwarth 818.
Sokolowsky 824.
Soule and Mayer 825, 854.
Souleyet et Eydoux 800.
Soulié 825, 826.
Southwell 788.
— and Hornell 833.
Spallanzani 794.
Spangenberg 809, 812, 838.
Spencer and Gillen 826.
Spengel 799, 835, 845.
Spitschakoff 789.
Springer 843.
Ssilantjew 846.
Stadelmann 798.
Stahr 818, 824.
Stamm 819.
Standfuss 820.
Stansch 798, 850.
Staudinger 814, 823, 851.
Stauffacher 788.
Steche 787, 794, 813, 818, 823, 830, 846.
Steenberg 838.
Steenstrup 796.
— og Lütken 843, 844.
Stehlin 827, 851.
Stein 786, 801.
von den Steinen 826, 827.
Steinmann, G. 844.
—, P. und Bresslau 792.
Stephan 789, 790.
Sternfeld 824, 846.
Stewart 791, 844.
Stiasny 793.
Stieve 839.
Stirling 808, 826.
Stitz 808, 810, 828.
Stobbe 820.
Stockard 800.
Stoll 818, 819, 820, 827, 856.
Stolzmann 854, 856.
Stonham 853.
Stoyanow 837.
Strahl 816, 841, 842.
Strasburger-Noll-Schenck-Schimper 786.
zur Strassen 790, 798.
Stratz 827, 856.
Streiff 808.
Strobell and Foot 795.
Strohl 801, 805, 806, 810.
Strohm 850.
Strohmayer 836.
Stromer von Reichenbach 844.
Strubell 843.
Studer 823, 835.
Stuhlmann 810, 838, 840.
von Stummer-Traunfels 792.
Suchier 856.
Sumner and Dean 798.
Surbeck 798.
Sutton 822.
Swenander 841.
Swinton 821.
Syrski 790.
Szakáll 802, 819.

Täntzer 807.
Talke 819.
Tanaka, Jordan and Snyder 846.
Tandler 819, 854.
— und Grosz 815.
Tannreuther 793.
Targioni Tozzetti 816.
Taschenberg 801, 810, 843.
von Tavel 786.
Teichmann 836.
Tenison-Woods 835.
Théel 789, 791, 793, 833.
Thiele 788.
Thilenius 855.
Thomas, O. 823, 828, 851.
— and Sclater 851.
—, R. H. 850.
Thompson 796.
Thomson 831, 832, 833, 834.
— and Geddes 855, 856.
Thon 810.
Tidswell and Martin 814.
Tölg 812.
Tönniges 838.
Törne 811.
Tomes 820.
Topsent et Jolicoeur 846.
Tornier 839.
Torrey 822.
— and Martin 787.
Townsend 825, 839.
Trägardh 847, 849.
Trawinski 802.
Treichel 837.
Treviranus 802.
Trinchese 800.
Trouessart 799, 808, 812, 848, 849.
— et Mégnin 812.
Trouessart et Rollinat 805, 808.
Tschetwerikoff 797.
Türk 798.
Tullberg 803, 804, 806, 809, 814, 852, 853.
Turley and Aldrich 824, 854.

Uljanin 791, 832.
Unger 837.
Unterhössel 802, 814.
Urbahn 819.
Ussow 831.
Uzel 846.

Vaillant 833, 835.
della Valle 789, 794, 811, 816, 817, 823, 833.
Vanhöffen 824.
de Varenne 787.
de Varigny 792.
Vatsyayana 805, 818.
Vayssière 797, 800, 809.
Vejdovský 793, 799, 800, 811, 828.
Vérany 844.
— et Vogt 796.
Verhoeff 795, 797, 800, 807, 815, 817, 829, 846.
Versluys 849.
de Vescovi 804, 807, 809.
Viguier 832, 838, 848.
Vinson 844.
Virchow, H. 856.
—, R. 848, 856.
Vlacovič 803, 813, 852.
Voeltzkow 802, 819, 839, 853.
Vogel 825.
Vogt, C. 794.
—, Grote und Hofer 813.
— et Vérany 796.
— und Yung 795, 796.
Voigt 843.
Vollbrecht 856.
Voltzenlogel 798.
Vosmaer 787.
Vosseler 816, 850.
Vrolik et Schroeder van der Kolk 852.

Wagler 855.
Wagner, F. 843.
—, J. 810.
—, N. 843.
—, R. 813.
—, W. 795.
Wahlgren 853.
Waldeyer 803, 804, 815, 826, 827, 850, 852.
Walker, E. M. 796, 810, 847.
—, G. 807.
Wallace 847, 855, 856.
Wallengren 786.
Warburton 795.
Ward 811.
Wasmann 789, 792, 840.

Wasserloos 835, 837.
Wassiliev 846.
Waterston and Hepburn 804.
Watson 853.
Weber, E.-F. 809, 831, 845.
—, E. H. 853.
—, M. 790, 797, 803, 804, 819, 825, 826, 827, 833, 836, 837, 840, 852, 853, 854, 855.
van der Weele 796, 829.
Wefelscheid 829.
Weil 825.
Weinland 833, 841.
Weisensee 788, 791, 846.
Weismann 786, 787, 794, 799, 811, 823, 834, 837, 849, 851, 857.
Weiss, H. 827.
—, O. 821, 822.
Weissenberg 840.
Welch and Galloway 825.
Weldon 845.
Weltner 787.
— und Samter 833, 848.
Werlich 799.
Werner 802, 812, 816, 822, 823, 830, 832, 839, 849, 850.
Weschê 810, 828.
Wesenberg-Lund 796, 800, 801, 809, 810, 811, 817, 821, 823, 824, 828, 829, 832, 843, 848, 854.
Westermarck 827.
Westhoff 810.
Westwood 844.
Weule 818, 827.
Wheeler 791, 847, 848, 852.
— and Mc Clendon 848.
White 810.
Whitman 809.
Widakowich 839, 841.
Wiedersheim 799, 802, 812, 841.
— und Ecker 812, 821, 823.
Wied-Neuwied, Pr. zu 826.
von Wielowiejski 825.
Wigand 856.
Wilder 832.
Wilhelmi 792, 809.
Willem 800, 816, 829, 838, 839.
Willey 797, 833, 835, 840, 842.
Williams, Ch. E. 816.
—, W. R. 837.
Williamson, E. B. 810.
—, H. Ch. 790, 797, 833.
Willcox 794.
Wilson, Ch. B. 831.
—, E. B. 786.
Wilsmore 787.
de Winton 828.
Wirén 814.
von Wistinghausen 831, 849.
Witlaczil 840, 848.
Wolf 795, 812, 848.
Wolff 834.
Wolffhügel 809.
Woltereck 845.
Wolterstorff 849.
Wood 828.
Wood-Mason 822, 850.
— and Alcock 839, 841.
Woodworth 793.
Woronin 786.
Wright and Allen 795.
Wunderer 841.
Wunderlich 822, 851.
Wyman 833, 838.

X, Jacobus 806.

Yatsu 793.
Young 813.
Yung und Vogt 795, 796.

Zaddach 792.
Zander 801, 806, 807, 809, 810, 817, 829, 830.
Zeller 791, 795, 811, 812, 813, 820, 849, 852.
Zenther et de Saussure 821.
Ziegeler 792.
Ziegler 835.
Zietzschmann 819.
Zimmer, A. 828.
—, C. 817.
Zittel 828.
von Zograf 789, 833, 840, 846.
Zolotnisky 840.
Zwack 834.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Die angegebenen Preise sind die jetzt gültigen; für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta-Zuschlag. Die Preise für gebundene Bücher sind bis auf weiteres unverbindlich.

Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung.

Von Prof Dr. **Johannes Meisenheimer.**

Erster Beitrag: Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren. Mit 55 Abbildungen im Text und 2 Tafeln. VIII, 150 S. gr. 8° 1909 Mk 19.50

Zweiter Beitrag: Über den Zusammenhang zwischen Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei Fröschen. Mit 20 Abbild. im Text. 28 S. gr. 8° 1912 Mk 3.—

Naturwissenschaftliche Rundschau 1909, Nr. 45:

. . . „Kaum können wohl schärfere Beweise, als sie die geschilderten Beobachtungen enthalten, dafür erbracht werden, daß Ausbildung wie Betätigung der psychischen Sexualcharaktere völlig unabhängig von einer Beeinflussung seitens der Geschlechtsdrüsen oder anderer Teile des Genitalapparates sich vollziehen. Eine Wechselwirkung zwischen primärem Geschlechtsapparat und Geschlechtsinstinkten besteht in keiner Form und in keinem Grade." Am Schlusse behandelt Verf. nach verschiedenen allgemeinbiologischen Exkursen die Frage, was nun eigentlich bestimmend für die Entwicklung der männlichen oder weiblichen primären und sekundären Sexualcharaktere sei, und das Ergebnis ist, die Ursache müsse in der jungen Keimzelle gesucht werden. Damit ist auch ein Berührungspunkt mit der hochinteressanten Frage der Geschlechtsbestimmung, insbesondere mit den Hertwigschen Ideen hierüber gegeben.

Experimentelle Untersuchungen über die innere Sekretion der Keimdrüsen und deren Beziehung zum Gesamtorganismus.

Von Dr. **W. Harms,** Privatdozent in Marburg a. L. Mit 126 Abbildungen im Text und 2 Tafeln. IV, 368 S. 1914 Mk 36.—

Inhalt: 1. Die gesetzmäßigen Beziehungen zwischen der Organisationshöhe der Tiere und der Differenzierung der Soma- und Generationszellen. — 2. Das Interstitium. — 3. Sekundäre Merkmale, Mendelsche Regeln und Heterochromosom. — 4. Der Einfluß der Keimzellen und -drüsen auf den Entwicklungsgang des Organismus und ihre Beziehungen zu anderen Organen, die fördernd oder hemmend auf die Differenzierung einwirken. — 5. Was sind Geschlechtsmerkmale (sekundäre Merkmale)? 6. Was ist innere Sekretion, und wie ist sie entstanden? — 7. Die innere Sekretion der Keimdrüsen. — 8. Die Frage nach dem Ablauf der inneren Sekretion. — 9. Keimdrüsen und Senescenz. — 10. Charakterisierung des Keimdrüsensekrets und Folgerung für die Substitutionstherapie. — Protokolle. — Literaturverzeichnis.

Münchener medizin. Wochenschrift, Nr. 13, vom 30. März 1915:

. . . Die Schrift enthält mehr als der Titel besagt, nämlich eine fast erschöpfende Zusammenstellung über unser gesamtes Wissen von der Stellung der Keimdrüsen im Körper und der chemischen Abhängigkeit des letzteren von jenen. Die eigenen Untersuchungen des Verfassers betreffen die Frage der Beteiligung der Keimzellen selbst an der Lieferung des inneren Sekrets der Keimdrüsen, die Fragen der Unabhängigkeit des Zyklus gewisser sekundärer Geschlechtsmerkmale von den Keimdrüsen, die Transplantation von Ovarien (ebenfalls bei Regenwürmern), Versuche der Verhinderung von Kastrationsfolgen durch Parabiose, Versuche der Transplantation von Daumenschwielen des Frosches (auto-, homo- und heteroplastisch von Kastrat auf Normaltier und umgekehrt), Transplantation von Hoden eines jungen Meerschweinchens auf das senile väterliche Tier, Feststellung von Unterschiedlichem und Gemeinsamem in dem inneren Sekret von Ovar und Hoden. Von praktischer Wichtigkeit sind schließlich die Bemerkungen über die notwendige Erfolglosigkeit der Organtherapie gegenüber den Ausfallerscheinungen durch Kastration und über die Unterstützung der homoplastischen Ovarientransplantation durch Bluttransfusionen. R. Rößle (Jena).

Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik).

Gemeinsame Aufgaben der Entwicklungsgeschichte, Vererbungs- und Rassenlehre. Von **Valentin Haecker,** Prof. der Zoologie in Halle a. S. Mit 161 Abbildungen im Text. X, 344 S. gr. 8° 1918 Mk 24.—

Inhalt: 1. Aufgaben der Eigenschafts- oder Rassenanalyse. — 2. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse der Einzelligen. — 3. Größenunterschiede. — 4. Asymmetrie. — 5. Haare, Federn und ähnliche Ektodermbildungen. — 6. Allgemeines über Pigmentierung. Fermert Chromogen-Hypothese. — 7. Die Farbenrassen der Axolotl und Säuger. — 8. Farbenrassen der Vögel. — 9. Farbenrassen der Pflanzen. — 10. Albinismus und Allomodismus. — 11. Partieller Albinismus, Scheckung und Abzeichen. — 12. Tigerstreifung, Apfelung, Tigerfleckung, Schimmelung. — 13. Weißbuntheit bei Vögeln, niederen Wirbeltieren und Pflanzen. — 14. Wildzeichnung. — 15. Bisherige Ansichten über die Ursachen der Zeichnung. — 16. Zeichnung und Hautwachstum. — 17. Zeichnung und Hautwachstum beim Axolotl. — 18. Anwendung der Hautwachstumshypothese auf besondere Fälle. — 19. Zeichnung der Vögel. — 20. Anomalien der Extremitäten und des Schwanzes. — 21. Kämme, Hörner, Geweihe. — 22. Schädelform und Gesichtstypus. — 23. Eine entwicklungsgeschichtliche Vererbungsregel. — 24. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse, Konstitutionslehre und Völkerkunde. — 25. Entwicklungsgeschichtliche Vererbungsregel und Pluripotenz. — Sach- und Autorenregister.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Die angegebenen Preise sind die jetzt gültigen, für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta-Zuschlag. Die Preise für gebundene Bücher sind bis auf weiteres unverbindlich.

Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen.

Von Dr. **Hans Friedenthal**, Nicolassee b. Berlin.

1. Lieferung: **Das Wollhaarkleid des Menschen.** Mit 7 farbigen und 3 schwarzen Tafeln. 32 S. Text und 10 Blatt Tafelerkl. gr. Fol. 1908 Mk 30.—
2. Lieferung: **Das Dauerhaarkleid des Menschen.** Mit 6 farbigen und 7 schwarzen Tafeln. 40 S. Text und 13 Blatt Tafelerkl. gr. Fol. 1908 Mk 60.—
3. Lieferung: **Geschlechts- und Rassenunterschiede der Behaarung, Haaranomalien und Haarparasiten.** Mit 9 farbigen und 4 schwarzen Tafeln. 50 S. Text und 13 Blatt Tafelerkl. gr. Fol. 1908 Mk 60.—
4. Lieferung: **Entwicklung, Bau und Entstehung der Haare. Literatur über Behaarung.** Atlas von Menschenhaaren in 7 farbigen Tafeln. 58 S. Text und 9 Blatt Tafelerkl. gr. Fol. 1908 Mk 45.—
5. Lieferung: **Sonderformen der menschlichen Leibesbildung.** Ein Beitrag zur vergleichenden Formenlehre der menschlichen Gestalt. Mit 9 farbigen und 6 schwarzen Tafeln und zahlreichen Textabbildungen. 100 S. Text und 16 Blatt Tafelerkl. gr. Fol. 1910 Mk 105.—

Archiv f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie, 1911, H. 1:

In den ersten vier Beiträgen hatte der Verf. das Haarkleid der Menschenrassen und der Anthropoiden einer sehr genauen Untersuchung unterzogen und war dabei zu dem Resultat gekommen, daß der Mensch seine nächsten tierischen Verwandten nur unter den Menschenaffen zu suchen hat. Diese Studien hat er nun auf zahlreiche andere Organe ausgedehnt und dabei eine solche Fülle interessanter Gesichtspunkte gewonnen, daß das vorliegende Werk großen Eindruck auf alle Zoologen und Anthropologen machen wird, zumal es aufs prächtigste illustriert ist. Friedenthals Untersuchungen zeigen auf das klarste, daß der Mensch fast in jedem Organ spezifische Verhältnisse aufweist, die ihn als Art deutlich von den übrigen Anthropoiden trennen und in den meisten Fällen auf die Erwerbung des aufrechten Ganges zurückgeführt werden können, daß der Mensch aber doch auf der anderen Seite mit den Menschenaffen in so vielen Punkten übereinstimmt, daß diese als seine nächsten Verwandten anzusehen sind.

L. Plate.

Die Inlandstämme der malayischen Halbinsel.

Wissenschaftliche Ergebnisse einer Reise durch die vereinigten Malayischen Staaten. Von Dr. **Rudolf Martin**, a. o. Prof. der Anthropologie und Direktor des anthropolog. Instituts der Univers. Zürich. Mit 137 Abbildungen im Text, 26 Tafeln und 1 Karte (1:1500000). XIII, 1052 S. Lex. 8° 1905 kart. Mk 180.—

Globus, 21. Sept. 1905:

. . . einem Werke, welches in methodischer Hinsicht vorbildlich ist und nicht nur seine auf einer 1897 unternommenen Reise gewonnenen Erlebnisse uns darbietet, sondern auch alles das vereinigt, was in der älteren, oft sehr schwer zugängigen und zerstreuten Literatur über die sogenannten Urstämme der Malayischen Halbinsel gesagt ist. Wie breit das über 1000 Seiten umfassende Werk angelegt ist, mag man daraus erkennen, daß es uns zunächst mit dem Wohngebiete der beschriebenen Stämme, seiner Geologie, Fauna und Flora, seiner Geschichte von den urgeschichtlichen Spuren bis auf die neueste Zeit seiner Erforschung bekannt macht, um dann in einem großen, mehr als 400 Seiten langen Abschnitte die physische Anthropologie so eingehend zu behandeln, wie dieses bisher nur bei wenigen Naturvölkern der Fall gewesen ist . . . .

Auch der eigentliche ethnographische Teil des Werkes umfaßt 400 Seiten und bringt uns an der Hand der eigenen Forschungen des Verfassers, sowie der ausgiebig benutzten Literatur viel Neues. Behandelt werden die Siedelungs- und Wohnungsverhältnisse, Kleidung und Schmuck, die Nahrung, Jagd, Fischfang, Gerät, die Ornamentierung, die Soziologie, Sitten und Gebräuche, Religion und Sprache. . . .

Ein 11 Seiten langes Literaturverzeichnis beschließt das hervorragende Werk. Die vortrefflichen Abbildungen, teils in Autotypie, teils in Lichtdruck, sind meistens nach den Aufnahmen des Verfassers angefertigt.

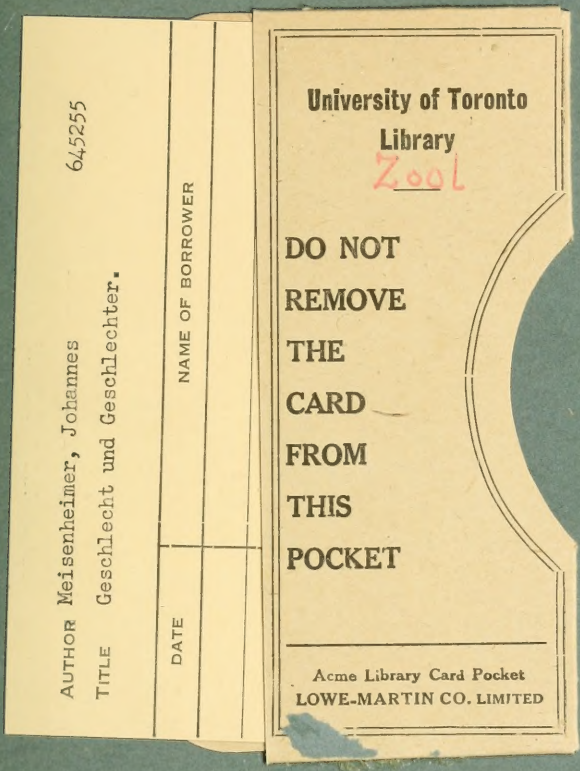
Über die russisch-rumänische Kastratensekte der Skopzen.

Von Priv.-Doz. Dr. **Walter Koch**, Berlin. Mit 33 Abbildungen auf 12 Tafeln. (Veröffentlichungen aus der Kriegs- u. Konstitutionspathologie, Heft 7.) 39 S. gr. 8° Mk 27.

Die vorliegende Abhandlung berichtet über interessante Ergebnisse von Untersuchungen, die an einem für die Wissenschaft wertvollen Menschenmaterial, an Angehörigen einer Kastratensekte, zur Zeit der deutschen Besetzung in Rumänien gemacht worden sind. Veröffentlichungen, welche sich mit exakten Untersuchungen über die Folge der Kastration für den menschlichen Organismus befassen, sind sehr selten, da es naturgemäß immer besonders glücklicher Begleitumstände bedarf, daß das Material für wissenschaftliche Fragen erschöpfend bearbeitet werden kann.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

FL 4.2-57


AUTHOR Meisenheimer, Johannes
TITLE Geschlecht und Geschlechter.
645255
DATE
NAME OF BORROWER
University of Toronto
Library
Zool
DO NOT
REMOVE
THE
CARD
FROM
THIS
POCKET
Acme Library Card Pocket
LOWE-MARTIN CO. LIMITED

UTL AT DOWNSVIEW
D RANGE BAY SHLF POS ITEM C
39 09 11 21 03 018 7